АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ТОМ XXXI

5

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1946 ЛЕНИНГРАД

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS

ОРГАН ВСЕРОССИЙСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ОТВ. РЕДАКТОР АКАДЕМИК *В. Н. СУКАЧЕВ*

ЗАМ. ОТВ. РЕДАКТОРА *Е. М. ЛАВРЕНКО*

ОТВ. СЕКРЕТАРЬ РЕДАКЦИИ *Е. И. ШТЕЙНБЕРГ*

ТОМ XXXI

5

И З Д А Т Е Л Ь С Т В О А К А Д Е М И И Н А У К С С С Р

МОСКВА 1946 ЛЕНИНГРАД

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Акад. *В. Н. СУКАЧЕВ*, акад. *Н. А. МАКСИМОВ*, **чл.-корр.** АН СССР *Б. К. ШИШКИН*, *Л. И. КУРСАНОВ*, **чл.-корр.** АН СССР *Е. М. ЛАВРЕНКО*, *В. П. САВИЧ*, *В. Б. СОЧАВА*, действ. чл. АН УССР *Н. Г. ХОЛОДНЫЙ*, *Е. И. ШТЕЙНБЕРГ*.

Л. А. Иванов и Н. Л. Коссович

ПОЛЕВОЙ МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ ФОТОСИНТЕЗА В АССИМИЛЯЦИОННОЙ КОЛБЕ

С 2 рисунками

(Получено 9 VII 1946)

I

Изучение экологии фотосинтеза, необходимое для решения ряда теоретических и практических вопросов, задерживается отсутствием простого и достаточно точного метода. Обычно применяемый метод определения в токе воздуха настолько громоздок, настолько связан с лабораторией, что в лучшем случае может быть лишь стационарно-полевым методом. Наиболее прост метод в замкнутой 3—4-литровой «ассимиляционной колбе» (рис. 1), описанной нами в 1930 г. (Л. А. Иванов и Н. Л. Коссович [2]).

Метод применялся нами в больших работах по исследованию ассимиляционной способности различных древесных пород (Иванов и Коссович [3]), по изучению влияния рубок ухода на ассимиляцию ели в елово-лиственном древостое (Коссович [4], [5]); он вполне себя оправдал. Необходимо было сопоставить его показания с методом в токе воздуха в опытах, одновременно произведенных в одних и тех же условиях. Такие определения, недавно сделанные попутно с коноплей Вальтером, Лилиенштерн и Чижевской [1], не дали, вопреки высказанным предположениям, ни снижения, ни вообще какой-либо разницы величины фотосинтеза в ассимиляционной колбе и токе.

Специально для сравнения этих двух методов мы поставили опыты с листьями ивы летом 1940 г.

Метод в ассимиляционной колбе был применен в основном так, как он описан нами в 1930 г. Опыты проводились Н. Л. Коссович.

Метод в токе воздуха был взят в той форме, которая обычно применялась у нас в СССР. Приемником служила цилиндрическая трубка, длиной 17 см и диаметром 5 см, с толщиной стенок 1.35 мм, оттянутая на одном конце и закрытая жестяной крышкой с отверстиями на другом.

Для поглощения углекислоты мы применяли поглотитель Красносельской-Максимовой и Ордояна [6], длиной 75 см, снабженный серебряным ситом с порами № 1 по Шотту. В него наливалось 50 мл раствора барита, 1 мл которого соответствовал 1.18 мг CO_2. Скорость тока в отдельных опытах колебалась от 30 до 40 л в 1 час, что приблизительно соответствовало обычно принятому отношению 1 л на 1 $см^2$ листовой поверхности. Опыты в токе воздуха проводила одновременно с опытами в колбе Т. В. Вобликова. Все опыты проводились на рассеянном свету в тени небольшого лабораторного домика на открытом опытном участке кафедры физиологии растений в парке Лесотехнической Академии. Измерение фотоэлементом ФАИ (Физико-

агрономического института) дало интенсивность освещения в месте опыта от 8000 до 20 000 люкс.

Объектом служили главным образом листья белой ивы (*Salix alba*), которые были удобны в данном случае тем, что не закрывают устьиц и достаточно механически устойчивы. Только в одном опыте объектом служили и листья березы. Опыты проводились на срезанных однолетних побегах, на которых отрезали верхушку с листьями, еще не закончившими роста. Таким образом, в опыт шел побег с 3—4 вполне взрослыми листьями. Побеги срезали с дерева под водой и тотчас же погружали нижним концом в маленькую (длина 3 см, диаметр 7 мм) пробирку с водой. С этой пробиркой их вводили в приемник непосредственно после срезания.

Результаты

При сравнении испытываемых методов сначала были сопоставлены величины содержания CO_2 в воздухе, полученные с одной стороны в колбе, с другой в токе.

Из 25 определений 2 совершенно совпали, в 11 метод тока превышал метод колбы, а в 12 обратно — давал величины меньше метода колбы. В среднем сумма плюсов (235) почти равна сумме минусов (229). Средняя арифметическая в токе 0.535 мг CO_2 на литр и 0.534 мг в колбе.

Таким образом, в методике определения CO_2 оба метода дают одинаковый результат.

Колебания между отдельными определениями в токе несколько выше. Максимальные колебания в токе были от 0.494 до 0.600 мг/л CO_2, тогда как в колбе от 0.500 до 0.575. Среднее квадратическое отклонение (σ) для тока ± 0.0225, для колбы ± 0.0194. Полученная величина отклонений в том и другом методе зависит не столько от погрешности методической, сколько от колебаний содержания CO_2 в воздухе в различные дни и часы дня, на что указывалось неоднократно.

Но если в токе колебания отдельных определений несколько больше, чем в колбе, то это зависит от того, что в токе щелочь должна быть для полноты поглощения более крепкой, и соответственно кислота была вдвое крепче, чем в колбе. Это снижало точность титрования. В общем, следует признать, что при определении CO_2 воздуха оба метода дают одинаковый результат.

При определении CO_2, разлагаемой растением, в среднем из всех 25 опытов получаются величины CO_2 в мг в 1 час довольно близкие, но не тождественные для того и другого метода.

На 50 см²		На 1 г сырого веса	
Колба	Ток	Колба	Ток
4.99 ± 0.31 100%	4.31 ± 0.28 87%	4.90 100%	4.36 89%

Таким образом, определения в колбе дают величины разложенной углекислоты в среднем на 0.65 мг или на 15% больше, чем в токе.

Колебания отдельных определений, однако, довольно велики: в токе ± 1.40, а в колбе ± 1.56, откуда средняя ошибка (m) в токе $= \pm 0.28$, в колбе ± 0.31.

Отсюда, достоверность $= \frac{0.65^2}{0.28^2 + 0.31^2} = 2.42$, т. е. меньше трех, и потому указанное различие, при данном числе определений, не вполне достоверно, хотя и близко к достоверности.

Какова же причина этой разницы в методах? Прежде всего мы можем указать на световые условия, которые в приемнике в токе хуже, чем в колбе. Прямые измерения фотоэлементом дали ослабление рассеянного света в колбе на 9—13%, а в приемнике на 13—17%; следовательно, на 4% больше. Кроме того, следует принять во внимание, что размещение листьев побега в небольшой цилиндрической трубке приемника значительно теснее и они больше затеняют друг друга, чем в просторной колбе. Необходимо также иметь в виду указанную выше меньшую точность титрования метода в токе, благодаря необходимости употреблять более крепкие растворы как щелочи, так и кислоты.

Причиной снижения величин фотосинтеза в токе можно было бы признать недостаточность поглощения CO_2 в нашем поглотителе. Однако, опыты определения CO_2 в воздухе, как было указано, не обнаруживают различий в колбе и в токе и, следовательно, это объяснение отпадает. Остается еще одна причина, снижающая величины в токе. В первых опытах, при работе с открытым приемником, фотосинтеза вообще нельзя было обнаружить. Ветер выдувал из приемника воздух с пониженной концентрацией CO_2 и не позволял обнаружить ее разложение. На опытах с определением CO_2 в воздухе без растения, конечно, это не могло сказываться. В опытах же с растением разложение CO_2 было обнаружено только тогда, когда отверстие приемника было закрыто пластинкой с 25 отверстиями с диаметром около 2 мм. Насколько полно и при всяком ли ветре удается устранить этот фактор, снижающий разложение CO_2, остается невыясненным. Возможно, что в некоторых опытах снижение величины в токе вызывалось именно этим фактором.

Таким образом, небольшое различие в результатах, полученных тем и другим методом, и притом в пользу метода в колбе, опровергает предположения, будто бы в колбе должны получаться заниженные величины, вследствие недостатка перемешивания в ней воздуха. Это должно вызывать около листа образование мертвого пространства, обедненного углекислотой, что и должно привести к снижению величин по сравнению с током. На отсутствие снижения уже указывали опыты Вальтера, Чижевской и Лилиенштерн. В наших прежних опытах также достигались максимумы не ниже опытов в токе (береза, ива). Перемешивание воздуха в колбе во время опыта нетрудно создать посредством поворачивания время от времени опытного объекта стержнем. Это мы и применяли обычно в опытах с колбой в практике исследовательских работ. Но и без этого вряд ли в колбе создается бо́льшая мертвая зона около листа, чем в токе, так как здесь имеется конвекция воздуха, вследствие неизбежной разности температур в различных частях стеклянной оболочки колбы, находящихся под различным действием солнечной радиации, ветра, а в некоторых случаях — полива водой (в опытах на прямых лучах). Да и сам объект при действии лучей всегда имеет температуру, отличную от окружающего воздуха в колбе. Таким образом, конвекция в колбе несомненно бывает.[1]

[1] Только при работе в замкнутом сосуде, погруженном в воду термостата, конвекция падает до 0. Этим объясняется большая разница между величинами в токе и в аппарате Люндегорда, на которую он указывает (Lundegardh H. Klima und Boden..... 1925, стр. 49).

С другой стороны, в приемнике при работе в токе вовсе не исключена возможность «затишья» около отдельных мест листа, лежащих близко от стенок приемника, где концентрация снижается больше, чем в других частях листа.

Кроме того, в зависимости от длины листа, ток воздуха, по мере движения вдоль пластинки листа, лишается углекислоты и дает различным частям разные концентрации этого газа. Этим отчасти объясняется снижение величины фотосинтеза в зависимости от размеров листа, которое наблюдалось в работах Костычева и сотрудников.

Найденное нами некоторое превышение величин фотосинтеза в колбе сравнительно с током показывает, что, если и имеется недостаток перемешивания воздуха в колбе, то он скорее меньше, чем больше такого же недостатка в токе. Раз перемешивание в колбе не меньше, чем в токе, вполне допустима поправка на падение концентрации CO_2, которое в ней должно происходить вследствие фотосинтеза. Что это действительно так, показывает серия опытов различной длительности от 6 до 40 минут. При этом конечная концентрация CO_2 падала тем более, чем дольше шло ее разложение. Эти опыты показывают, что только в первых двух опытах не обнаружено влияния длительности. В остальных же 6 опытах такое падение фотосинтеза с увеличением длительности, несомненно, имеет место. В этих опытах падение концентрации CO_2 происходило в следующих пределах. При разложении 10% исходного количества CO_2 остается 90% и следовательно фотосинтез шел при средней концентрации $\frac{100+90}{2} = 95\%$ от исходной.

При максимальном разложении 40% исходной CO_2 конечная концентрация падает до 60%, и фотосинтез во время опыта шел при средней концентрации $\frac{100+60}{2} = 80\%$.

Итак, принимая на основании ряда опытов Чеснокова и Базыриной [8] и других, что фотосинтез при низких концентрациях CO_2 изменяется пропорционально концентрации, следует признать, что для приведения фотосинтеза к естественной (исходной) концентрации CO_2, все величины должны быть увеличены еще на 5—20% в зависимости от величины разложения CO_2.

II

В последнее время в дополнение к изложенным опытам мы сделали попытку еще более упростить ассимиляционную колбу и расширить возможности ее применения.

Идея упрощения заключалась в отказе от специального приспособления для изоляции воздуха внутри колбы от наружного воздуха при выведении растения из колбы по окончании опыта.

А отказ от этого приспособления делает ненужным длинное горло колбы, которое может быть сокращено до необходимого минимума в 3—5 см, т. е. так, чтобы в нем помещалась только одна пробка со стеклянным стержнем. Стержень идет внутрь колбы и служит для прикрепления растения. Наружный конец стержня может быть отогнут под прямым углом, как ручка для поворачивания растения со стержнем внутри колбы. После опыта пробка со стержнем и растением осторожно вынимается и шейка колбы тотчас закрывается имеющейся наготове второй обычной пробкой (рис. 1 и 2).

При описанном упрощении опасным моментом является открывание колбы по окончании опыта, так как воздух внутри ассимиляционной

колбы имеет пониженную концентрацию CO_2 по сравнению с наружным.

Предполагалось, что, при соблюдении известных условий и мер предосторожности, можно удалить растение из колбы, открыв на короткий момент наружную пробку, без опасения изменить при этом концентрацию CO_2 воздуха внутри опытной колбы.

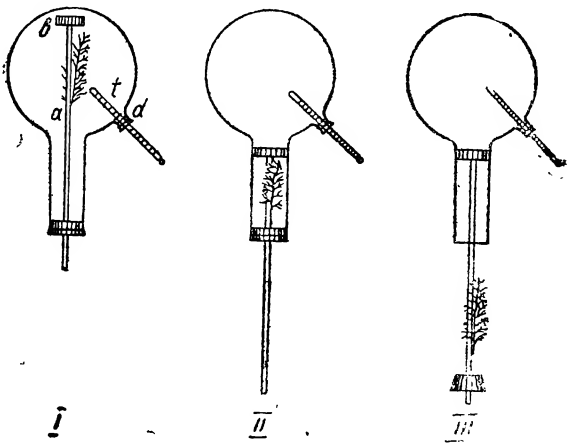
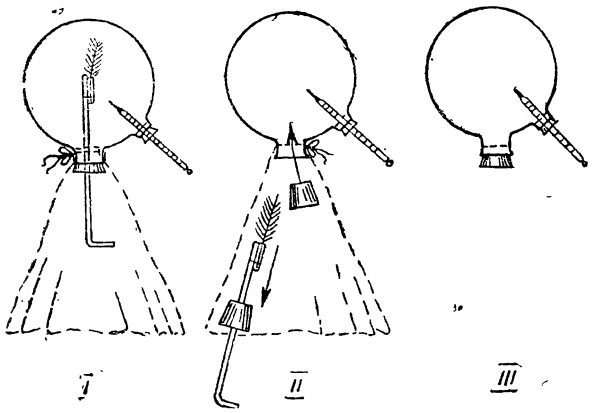


Рис. 1.

Наиболее опасно открывание колбы в случаях изменения температуры во время опыта. Если температура воздуха в колбе за время опыта повысится, то, при открывании, часть воздуха, вследствие его расширения, выйдет из колбы, но процентное содержание CO_2 в нем не изменится. Возможная ошибка в данном случае легко устраняется введением соответствующей температурной поправки на изменение объема воздуха.[1]

В случае понижения температуры за время опыта воздух в колбе уплотняется, и при открывании колбы в нее войдет наружный воздух с более высоким содержанием CO_2. В лабораторных условиях с воздухом, обогащенным углекислотой, это может повлечь более или менее значительную погрешность. В полевых же условиях, при концентрации CO_2 в воздухе около 0.03%, опасаться большой погрешности от вхождения CO_2 нет оснований, как показывает следующий расчет. Понижение температуры на 2° при емкости колбы в 4 литра может дать уменьшение объема воздуха на 31 см³, которые могут войти в колбу при открывании. Так как 31 см³ наружного воздуха при указанной средней концентрации 0.03% или 0.56 мг/л CO_2 (при t 15° С и 760 мм атм. давления) содержит 0.017 мг CO_2, а при наиболее высокой наблюдавшейся в наших опытах концентрации в 0.65 мг/л CO_2 около 0.02 мг CO_2, то вхождение CO_2 при открытой колбе не может превышать 0.02 мг, что лежит в пределах допустимой погрешности.



Рис, 2.

[1] Температурная поправка обычно вводилась нами при расчетах концентрации CO_2 в колбе: для получения сравнимых результатов опытов, проводимых в разные дни при различных температурах, объем воздуха, заключенного в колбе во время опыта, приводился к объему при *t* 20°С.

Наши многочисленные опыты показывают, что понижения температуры за время опыта наблюдались редко и никогда не превышали 2° С. Чаще наблюдавшиеся повышения температуры, особенно в опытах на прямых лучах солнца, при регулировке температуры поливом колбы водой, также не превышали 2° С.

Опасность вхождения наружного воздуха в момент открывания колбы после опыта могла бы еще иметь место в условиях очень сильного ветра.

Эту последнюю опасность представлялось возможным устранить применением «защиты» из плотной материи. Если манипуляцию выведения растения при открытом горле колбы произвести осторожным движением под «защитой» колокола из материи, надетой на горло колбы, и в ту же секунду закрыть колбу другой пробкой, приготовленной в другой руке под «защитой», то предполагалось мало вероятным вхождение воздуха в колбу под влиянием ветра (рис. 2).

Таким образом, наблюдение за температурой воздуха начала и конца опыта в колбе и возможная регулировка ее, а также применение «защиты», особенно в случае ветренной погоды, вот те условия, которые согласно нашим предположениям, позволяют отказаться от приспособления для изоляции воздуха внутри колбы от наружного при удалении растений из колбы по окончании опыта.

Ожидаемые от метода в его новом виде преимущества представляются следующими:

1) еще бóльшее упрощение прибора и вместе с тем техники проведения опытов;

2) сокращение до минимума «вредного объема воздуха» в горле колбы, так как в длинном и довольно узком горле должно быть затруднено перемешивание воздуха с воздухом внутри самой колбы во время опыта;

3) возможность более удобного перемешивания воздуха в колбе посредством поворачивания листа, побега стержнем;

4) расширение возможностей применения метода на более крупных, широких листьях, не проходивших через длинное узкое горло и не помещавшихся в нем при выведении из колбы. Величина опытного объекта раньше ограничивалась размерами участка горла между двумя пробками (см. рис. 1, II); в новом виде метода в колбе величина объекта определяется размерами самой колбы и шириной горла, которое может быть увеличено до 5 см;

5) более удобное проведение опытов на несрезанных ветках; короткое горло освобождает от нежелательной необходимости удалять листья или хвою с части побега, равной длине горла и позволяет применять колбу на более коротких побегах и листьях с черешками длиной до 4—5 см, на которых колба с длинным горлом не помещалась бы; и наконец,

6) облегчение в изготовлении опытных колб, так как приспособление для удаления опытного объекта без соприкосновения воздуха внутри колбы с наружным воздухом предъявляло высокие требования к выбору колб; диаметр горла должен был быть или совершенно одинаковым по всей его длине или же наименьшим у основания горла — при литье и выдувании колб обычно имеет место обратное явление.

Необходима была экспериментальная проверка метода в его новом упрощенном виде. В качестве контроля служил метод в его старом виде. Каждый опыт по методу в колбе в его новом упрощенном виде сопровождался одновременно параллельным опытом по методу в его старом испытанном виде. В каждом таком опыте строжайшее внимание уделялось соблюдению тождества всех условий для обоих случаев.

Опыты проводились в парке Лесотехнической Академии (ЛТА) в тени дома на свободной открытой площадке. Воздушные пробы на исходное содержание углекислоты воздуха брали всегда парные. Опытными растениями служили побеги лиственницы. Для поглощения углекислоты в каждую колбу вводили по 20 мл баритового раствора, 1 мл которого соответствовал 0.53 мг CO_2. Оттитровывание избытка барита производилось соляной кислотой, 1 мл которой соответствовал 0.55 мг CO_2. Таким образом, крепость обоих растворов была почти одинакова. Обычное время опытов — около полудня. Температурные условия в обоих сравниваемых колбах были в огромном большинстве опытов одинаковыми Расхождения не превышали 1.5°.

В каждом данном опыте, в котором сравнивали старый и новый упрощенный методы, при одинаковых внешних условиях, результаты получились очень близкие; резких расхождений не наблюдалось; особенно гладкие результаты получены в опытах с применением «защиты». Следует указать, что из проведенных 18 пар опытов первые 10 прошли в условиях исключительно тихой погоды без применения «защиты»; остальные опыты проходили, наоборот, преимущественно при очень сильном ветре и с применением «защиты».

В среднем из 18 парных опытов получена следующая интенсивность фотосинтеза, выраженная в мг CO_2 в 1 час на 1 г свежего веса хвои (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Старый метод			Новый упрощенный метод		
M	m	δ	M	m	δ
2.16	± 0.132	± 0.56	2.25	± 0.147	± 0.62
100%			104%		

Таким образом, упрощение метода не повело к снижению цифр; получены цифры одного порядка с незначительной тенденцией в пользу нового видоизменения. Колебания наблюдались в первых 10 опытах без «защиты» поровну в пользу старого и нового методов, а из 8 опытов с «защитой» — в 6 случаях разница была в пользу нового.

Получив хороший результат экспериментальной проверки нового упрощенного метода и убедившись в полной возможности его применения на практике без снижения данных, можно было перейти к испытанию его на несрезанных побегах, листьях. Опытным объектом служили листья сирени.

В этих опытах на несрезанных листьях новый упрощенный метод испытывался всегда с применением «защиты». Контролем служил, как и в предыдущих опытах, метод в его старом виде. Для контрольного опыта выбирали лист или побег с двумя листьями одинакового размера и одинакового местоположения с опытным. Колбу контрольного опыта устанавливали рядом с опытной. Обе колбы в каждом таком парном опыте выставляли одновременно (одну непосредственно за другой) при одинаковой ориентировке в направлении максимального освещения. Все опыты проводили в тени дома, но при разных общих условиях освещения — при переменном, безоблачном и сплошь облачном небе; все в условиях благоприятного водного режима. В контрольных опытах лист или побег с двумя листьями срезали под водой непосредственно

перед самым опытом и он получал воду в течение всего опыта. Время опытов — между 12 и 13 часами.

Приводим результаты опытов в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Дата	Продолжительность опытов в минутах	Освещение (состояние неба)	Температура		Интенсивность фотосинтеза в мг CO_2 в 1 час			
					на 1 г свежего веса		на 50 см² поверхности	
			начала опыта	конца опыта	старый метод	новый несрез.	старый метод	новый несрез.
28 VIII	15	$S_{2-4}B_7$	17	18	2.29	2.01	2.80	2.66
»	30	S_0B_{10}	15	15	0.86	0.92	1.05	1.30
29 VIII	15	S_4B_0	15	15	0.65	0.75	0.92	1.00
1 IX	15	S_0B_{10}	16.5	17	1.27	1.29	1.74	1.70
»	15	S_0B_{10}	16.5	17	1.27	1.29	1.74	1.70

Прежде всего необходимо отметить хорошую согласованность данных, полученных обоими методами, — старым на срезанных побегах и новым упрощенным на несрезанных. Цифры, характеризующие интенсивность фотосинтеза листьев сирени, получены обоими методами в параллельных опытах очень близкие.

Это имеет место при обоих способах расчета, и на свежий вес, и на поверхность. Так как опыты проводились в условиях благоприятного водного режима и на свету невысокой интенсивности, то результат этот лишний раз подтверждает ранее полученные методом в колбе результаты при сравнении ассимиляции срезанных и несрезанных листьев (Коссович [5]).

Опыты эти, проведенные преимущественно в условиях исключительно ветреной погоды, являются дополнительной проверкой вводимого упрощения метода в этих особо неблагоприятных условиях, а потому представляют особый интерес. Полученные исключительно гладкие результаты показывают, что и в этих условиях упрощенный метод вполне выдержал испытание.

Наконец, следует остановить внимание на двух парных опытах 1 IX, как подтверждающих точность и чистоту метода. Опыты следуют непосредственно один за другим при неизменившихся внешних условиях на одном и том же несрезанном побеге с двумя листьями и на хорошо подобранных по весу и поверхности листьев срезанных побегах (в контрольных опытах). В результате интенсивность ассимиляции в обоих опытах, определяемая обоими разновидностями метода, остается неизменной.

Подводя итоги проведенной работы, можно сказать, что экспериментальная проверка нового упрощения метода дала положительные результаты. Все ожидаемые от вводимого упрощения выгоды полностью оправдались.

Необходимо отметить простоту и удобство проведения опытов в колбе с коротким горлом как на срезанных, так и особенно на несрезанных листьях, побегах. Операция выведения листа из колбы после опыта, — «опасный момент» — производится под пологом «защиты» очень легко и просто и, как показали полученные экспериментальные данные, не ведет к снижению цифр даже в условиях очень сильного ветра.

Метод в колбе, в его новом упрощенном виде, можно таким образом рекомендовать в практике исследовательских работ по экологии фотосинтеза.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Вальтер О. А., З. А. Чижевская и М. Ф. Лилиенштерн. Сравнительное исследование энергии фотосинтеза у мужских и женских растений конопли. Эксперим. ботаника, вып. 5, 1940. — [2] Иванов Л. А. и Н. Л. Коссович. О работе ассимиляционного аппарата различных древесных пород. I. Сосна. Журн. Русского Бот. Общ., *15*, № 3, 1930. — [3] Иванов Л. А. и Н. Л. Коссович. О работе ассимиляционного аппарата древесных пород. II. Бот. журн. СССР, 17, № 4, 1932. — [4] Коссович Н. Л. Физиологический анализ рубок ухода за лесом. Журн. «Лесное Хозяйство и Лесоэксплоатация», № 10, 1936. — [5] Коссович Н. Л. Влияние рубок ухода на ассимиляцию, освещение и прирост ели в елово-лиственном древостое. Сборник трудов ЦНИИЛХа. 1940. — [6] Красносельская-Максимова Т. А. и А. Р. Ордоян. О методике учета ассимиляции и устьичных движений в природных условиях. Тр. по прикл. бот. и сел., *22*, вып. I, 1929. — [7] Lundegårdh H. Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. 1925. — [8] Чесноков В. и Е. Базырина. Труды Петерг. биол. инст. № 9, 1932.

Лесотехническая Академия им. С. М. Кирова
Ленинград

L. A. Ivanov and N. L. Kossovitsch

FIELD METHOD OF DETERMINATION OF PHOTOSYNTHESIS IN ASSIMILATION FLASK

Summary

The study of ecology of photosyntes's indispensable for the solution of many theoretical and practical questions is impeded by the lack of a simple and precise method.

The usual method of determination in the air-current is so cumbrous and is so connected with laboratory — that it may be considered at the best as a stationary field method only.

The method of determination in a locked 3—4 liter assimilation flask described by us in 1930 is the simpliest one (fig. 1).

This method was applied in our large studies of the photosynthesis of wood plants and is proved to be a fully satisfactory one.

This work is the result of experiments performed in the directions viz:

1. In comparing our „flask" method with the most usual, for the USSR, form of the air-current method.

2. On the further improvment of the „flask" method having in view its simplification and the enlargement of its application.

In this work the results of application of both methods to the experiments executed simultaneously and under the same conditions are confronted.

In our experiments in the determination of the CO_2 of the air — both methods gave the same results.

In the determination of CO_2 decomposed by the plant (in our case *Salix alba*) were obtained the close, but not identical results (25 experiments). The difference of 0.65 mg or 15% is to the advantage of the „flask" method.

The results obtained refute the supposition that the „flask" method gives the lowered data.

The idea of the further simplification of the method consists in dismissing of a special arrangement for the isolation of the air within the flask from that without at the moment of removing the plant there from at the end of the experiment.

The technics of simplification consists of cutting the neck of the flask until the indispensable minimum of 3—5 cm (fig. 2). This simplification enlarges the possibilities of the application of method on the more large leaves and facilitates the experiments particularly on the undetached shoots. Besides it reduces to the minimum „the pernicious air volume" in the flasks neck.

After this modification the most dangerous moment is the opening of the flask after experiment considering the difference of concentration of CO_2 within the flask with that without.

Unfavourable in these conditions are the changes of the temperature within the flask and the wind too.

To prevent the change of the concentration of CO_2 of the air within the flask when opening it in the field conditions in order to remove the plant it is recommended to observe the temperature of the air within the flask at the beginnig and at the end of the experiment, and to regulate it by means of watering (on the direct rays) and also to use „the protection" of dense cloth at the moment of the opening of the flask.

In comparing the data of 18 experiments (nearly half of which at the conditions of high wind) obtained by means both of the simplified method and the usual flask method, on the leaves of lilae the average results were identic.

The same result gave the control on the undetached shoots.

Having in view the simplicity of this method, it may be recommended for the research work on the ecology of photosynthesis.

Н. Н. Воронихин

ОПЫТ КЛАССИФИКАЦИИ ВНУТРИВИДОВЫХ ВАРИАНТОВ *SCENEDESMUS QUADRICAUDA* (TURP.) BRÉB. В ВОДОЕМАХ ВАЛДАЙСКОГО И ДЕМЯНСКОГО РАЙОНОВ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

С 1 таблицей

(Получено 27 III 1946)

Виды *Scenedesmus* — обычные обитатели водоемов как небольших, прудового характера, так и крупных, озерного типа. Примером последних могут служить висконсинские озёра (Северная Америка), фитопланктон которых прекрасно изучен проф. Смисом (G. M. Smith [16]). В этих озерах особенно хорошо представлен цикл форм *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb. Кроме типичной формы, Смис ([16], p. 158) насчитывает здесь еще 5 вариететов (v. *parvus* G. Sm., v. *quadrispina* (Chod.) G. Sm., v. *longispina* (Chod.) G. Sm., v. *Westii* G. Sm., v. *maximus* W. et G. West). Сюда я присоединил бы также и *Scenedesmus longus* Meyen, var. *Naegelii* (Bréb.) G. Sm. = *Sc. quadricauda* (Turp.) Bréb. var. *Smithianus* Woronich., comb. et nom. nov. [1]), указанный Смисом для тех же озер. Этот вариетет я сближаю с группой *Majores* в системе Шода (Chodat [9], p. 227) и ставлю рядом с v. *Westii* G. Sm. и v. *maximus* W. et. G. West, нарушая тем самым формальную стройность построений Шода.

Обратимся к озерам Валдайской возвышенности, изученным мною в экспедициях 1935 и 1936 гг., снаряженных Ботаническим институтом им. акад. В. Л. Комарова для исследования флоры водорослей этого района в связи с работами по составлению «Флоры водорослей континентальных водоемов европейского Севера СССР». Здесь, подобно висконсинским озерам, кроме типичного *Sc. quadricauda* (Turp.) Bréb. и мелких вариететов, мы встречаем также значительное разнообразие среди крупных форм этого вида, которые следовало бы отнести к группе *Majores* Chodat. К рассмотрению представителей этой группы в валдайских водоемах мы и переходим.

В планктоне озер Ивантеевское и Уклейно обильны формы *Scenedesmus quadricauda* типа var. *maximus* W. et. G. West. Крупные клетки этой формы измерялись в (23.5) — 30—32.5 × (9)—10—12 μ, длина шипов обычно (15)—17—20 μ, хотя иногда они достигают и больших размеров в 25—27 μ. Обликом своим водоросль вполне отвечает хотя бы рис. 2 на табл. 41 висконсинского планктона Смиса. Однако, при внимательном изучении обращает на себя внимание одна особенность колоний, а именно наличие на наружной стороне краевых клеток коротеньких трубочек — обломков шипов, которые наблюдаются и на концах срединных клеток. Находки колоний с пустыми клетками, оставленными дочерними колониями, показывают и еще одно суще-

ственное отличие от var. *maximus* W. et G. West: мелкую точечность оболочки и наличие киля из более крупных точечек, тянущегося по видимой стороне клетки по длине ее от вершины к вершине (обычно от одного основания обломков шипа к другому). Краевые клетки имеют и еще один киль, протянутый по наружному краю и соединяющий друг с другом краевые шипы клетки. Отмечу, наконец, еще одно отличие от var. *maximus* — окраску шипов в желтовато-буроватый цвет.

Кроме указанной формы в обоих озерах были нередки формы, которые можно было сравнить с крупными экземплярами *Sc. caudatus* Cda f. *setosus* Kirchn. ([11], p. 98). Здесь, кроме краевых клеток, снабжены шипами и обе срединные, но по одному шипу на противоположных концах клеток. Обильны и обломки шипов на поверхности клеток. Так, краевые клетки, кроме двух-трех обломков по наружному краю, несут у основания терминальных шипов еще по одному-двум обломкам шипов. Срединные клетки имеют обычно по два обломка, лежащих на продольном киле; они сохраняют также свои вершинные обломки независимо от присутствия вершинного шипа. Размеры клеток и шипов всецело отвечают предыдущей форме.

Еще один вариант в планктоне озер Ивантеевского и Уклейно. Колонии из восьми клеток, расположенных в один ряд. Размер клеток — 19.6—30.9 × 7—10 μ, длина шипов — 15—24 μ. Краевые клетки несут шипы на обоих концах; прочие — на одном из концов, причем три клетки, расположенные с одного края колонии, несут шипы на одном конце, а три другие клетки — на противоположном. При этом краевые шипы (22—24 μ) иногда длиннее прочих (15—18 μ) в той же колонии. Остатки шипов видны на свободных концах срединных клеток и по наружному краю у краевых; оболочка точечная, имеются точечные кили. По облику и размерам водоросль вполне отвечает рис. 1 табл. 40 в работе Смиса (l. c.), изображающему *Sc. longus* Meyen v. *Naegelii* (Bréb.) G. Sm. или по моей номенклатуре — *Sc. quadricauda* (Turp.) Bréb. v. *Smithianus Woronich.*, отличаясь отмеченными выше деталями.

Наконец, еще один вариант. Четырехклетные колонии, но меньших размеров клеток, в 21.5 × 5.4 μ, или восьмиклетные колонии с клетками в 18—20 × 5.4—7 μ. Остатки шипов на оболочке и точечность последней — как у предыдущих. Эта форма соответствует *Sc. quadricauda* v. *Westii* G. Sm., характеризующейся, однако, гладкой оболочкой; встречается она реже других и была отмечена в том же Ивантеевском озере.

Хотя по облику клеток, характеру колоний и размерам наши экземпляры вполне отвечают висконсинским формам *Sc. quadricauda*, но последние хорошо отличаются от них совершенно гладкой оболочкой, отсутствием точечного киля и обломков дополнительных шипов.

В признаках своих наша водоросль близка еще и к другому «виду» рода *Scenedesmus* — к *Sc. oahuensis* (Lemm.) G. Sm., nov. comb. ([15], p. 428, pl. 25, fig. I), или к *Sc. quadricauda* (Turp.) Bréb. var. *oahuensis*, nov. var., как его раньше назвал Леммерманн (Lemmermann [13], p. 630, Taf. II, fig. 4—5).[1] Автор описывал 2—16 клетные колонии, окруженными бесцветным студенистым покровом. Каждая клетка снабжена двумя латеральными килями и вооружена на концах и на поверхности 1—4 ломкими шипами, покрытыми зернышками. Кили — нежно зернистые, оболочки клеток пронизаны густо расположенными мелкими порами. Характер шиповатости очень разно-

[1] Первоначально Деммерманн ([12], p. 335) определил эту водоросль, как *Sc. quadricauda* (Turp.) Breb. var. *insignis* West.

образен. Шипы могут быть прямыми или согнутыми, покрыты зернышками и отличаются своей ломкостью, оставляя на оболочке короткие базальные обломки в большем или меньшем количестве. Поры, пронизывающие оболочку, имеют отношение к студенистому покрову колоний, так как последний поддерживается многочисленными студенистыми нитями, на конце утолщенными, берущими свое начало на поверхности клеточных оболочек. Размеров водоросли Леммерманн не приводит, но из расчета рисунка длина клетки без студенистого покрова измеряется в 16 μ, а с покровом — 18 μ. Отличие этой водоросли от валдайских форм заключается: 1) в присутствии студенистого покрова, 2) в зернистой поверхности шипов и 3) в несколько меньших размерах. В остальных признаках водоросли сходны.

Замечу, что Шода, помещая водоросль Леммерманна в Series *Quadrispinosi*, subser. A. *Marginato-alati* в качестве отдельного вида, *Sc. oahuensis* (Lemm.) G. Sm., отмечал все же родство ее с *Sc. quadricauda* (Turp.) Bréb., а по поводу студенистого покрова водоросли, заставившего Смиса выделить ее в отдельный вид и противопоставить прочим видам р. *Scenedesmus*, не образующим такого покрова, Шода ([9], p. 206, 207) высказывает предположение, что так называемый студенистый покров колонии представляет собой, в сущности, крыловидный вырост клеточной оболочки, подобный крыльям у *Scenedesmus helveticus* Chod.

В 1929 г. Гюбер-Песталоцци (G. Huber-Pestalozzi [10], p. 420, t. 21, f. 5, 6) установил для озера Муццано (Lago di Muzzano, Швейцария) новый вид, *Scenedesmus muzzanensis*, sp. nov., из той же subseries A. *Marginato-alati*. Четырехклетные колонии этой водоросли сходны с *Sc. quadricauda*, но подобно *Sc. oahuensis*, клетки снабжены по краю поперечно исчерченными крыльями. По видимой поверхности срединных клеток, а у конечных — по краю, от вершин клеток спускается срединный киль, постепенно исчезающий по направлению к экваториальной части клетки. Оболочка водоросли гладкая, реже точечная, желтоватая. Размер клеток 20—23 × 5.5—7.8 μ. В дополнение к диагнозу автор сообщает, что водоросль варьирует незначительно в облике и величине клеток; гораздо сильнее — в образовании краевого крыла, который может быть то более, то менее развит или появляться лишь на отдельных клеточках ценобия. Образование продольного киля на оболочках клеток также варьирует. На срединных клетках он достигает обычно $^1/_5$—$^1/_4$ длины клетки, но на краевых он может проходить по всей длине и представляется нежно-точечным. Очень нежная точечность наблюдается нередко и по всей поверхности оболочек.

Интересно отметить, что наряду с описанными формами в оз. Муццано встречаются ценобии типа *Sc. quadricauda*, с клетками размером в 23.5 × 5.55 μ; длина шипов равна длине клеток; краевые клетки посредине вздутые (bauchig); на концах слегка вытянутые («rostrat»). По словам автора, вне связи с описанными выше колониями эта форма могла бы рассматриваться, как *Sc. quadricauda* var. (nova) *major* (l. c., p. 426, в объяснении к рисункам), но при совместном нахождении с *Sc. muzzanensis* становится ясным, что она должна быть отнесена к циклу форм последнего вида, к которому она близка как по форме и размерам клеток, так и по желтоватой окраске клеточных оболочек (l. c., p. 421).

Сходство с валдайской формой заключается в общем сходном облике клеток и колоний, в наблюдаемой точечности оболочек, в характере киля краевых клеток. Отличие — в присутствии более или менее выраженного краевого крыла клеток и в характере килей срединных клеток.

Таким образом, в валдайской водоросли мы имеем организм, близкий к представителям Subseries *Marginato-alati* системы Шода, но лишенный главного признака подсерии — краевого крыла, что сближает наши формы с Subseries *quadricaudati*.

Вторая группа форм типа *Sc. quadricauda* представляет почти полный параллелизм с только что рассмотренной. Впрочем, формы типа var. *maximus* я не наблюдал, но формы типа f. *setosus* Kirchn. встречались нередко в озерах Ситно и Короцком. Размеры клеток для экземпляров из оз. Короцкого были 32—34 × 12—16 μ, длина шипов — 17—21 μ. У некоторых экземпляров из оз. Ситно на обоих концах срединных клеток наблюдались коротенькие кили, подобно рисункам *Sc. setiferus* у Шода ([9], p. 244, fig. 149). Оболочки клеток гладкие. Отличием от форм типа *Sc. quadricauda* (Turp.) Bréb. является присутствие на концах срединных клеток обломков шипов, о чем в монографиях для форм *Sc. quadricauda* (Turp.) Bréb. не упоминается.[1]

В тех же озерах наблюдалась и другая форма, отвечающая v. *Smithianus*. Клетки, размером в 20.5—34.5 × (7)—10—16 μ, слагаются по восемь в колонии с характерным расположением шипов, длина которых не превышает 14—17 μ. В оз. Короцком (проба № 3455) встречались образцы, у которых две срединные клетки колонии были вовсе лишены шипов. Форма клеток, особенно конечных, несколько более вздутая, чем у типичной v. *Smithianus*, оболочка гладкая, на свободных от шипов концах срединных клеток, а также по наружному краю краевых клеток — остатки (основания) обломанных шипов. Сходные формы, повидимому, видел Негели (Naegeli [14]), изобразивший на табл. V своих Gattungen einzelliger Algen колонию *Sc. caudatus* Ktz. с небольшими шипиками на полюсах срединных клеток, противоположных вооруженным нормальным шипам (fig. d).[2] Для *Sc. longus* Meyen v. *Naegelii* (Bréb.) Sm. (= Sc. *quadricauda* var. *Smithianus* Woronich.), вполне отвечающему нашей форме, Смис не отмечал указанной мною закономерности в расположении шипов и обломков (оснований) их, хотя к своей разновидности он относил также и формы типа f. *horridus* Kirchner (сравни Smith [16], рис. 2 на табл. 40), которые могли бы при поломке шипов сохранить остатки их (основания) на оболочке.

Были найдены мною также более мелкие формы, соответствующие *Sc. quadricauda* var. *Westii* G. Sm. Они встречались как в Ивантеевском озере, так и в оз. Короцком. Четырехклетные колонии состояли из клеток в 17—21.7 × 5.4—6.8 μ; попадались и восьмиклетные колонии с клетками в 24 × 8.5 μ. Колонии имели гладкие бесцветные оболочки и по одному бесцветному шипу на вершинах краевых клеток. Срединные клетки в колонии несут на полюсах короткие обломки шипов. Сравнительно редко были найдены формы, которые приходилось определять, как *Sc. quadricauda* (Turp.) Bréb. var. *maximus* W. et G. West (оз. Уклейно): колонии четырехклетные, размер клеток 31 × 12 μ,

---

[1] Впрочем, Шода ([9], p. 229, fig. 133) указывает для типичного *Sc. quadricauda* Chodat et auct. plur. p. p. an Bréb. присутствие на вершинах срединных и краевых клеток мелких шипиков (mucrones). Однако краевого расположения таких шипиков он не приводит. О шипиках или зубчиках на срединных клетках говорится также в диагнозе *Sc. longispina* Chod., относимого автором к коллективному виду *Sc. quadricaudatus* Ehrb. (Chodat, l, c., p. 227, et p. 236), а также в диагнозе *Sc. setiferus* Chod. (l, c., p. 243), Последний относится автром к Subseries D. *quadricaudati* Chod., но в состав коллективного вида *Sc. quadricaudatus* Ehrb. не входит.

[2] Впрочем короткие шипики на рисунке d у Негели относительно длиннее обломков шипов в наших экземплярах. В тексте Негели (l. c., стр. 91) также не говорит об обломках шипов, а лишь о коротких шипах на концах срединных клеток: «... alle Zellen an beiden Enden bewehrt sind; im letzteren Falle indess trägt je die eine Seite einer Hälfte nur kurze Dörnchen».

длина шипов — 27 μ, оболочка бесцветная, гладкая, без следа обломков (оснований) шипов. Встречены были также и «настоящие» *Sc. quadricauda* (Turp.) Bréb. var. *Westii* G. Sm. (оз. Ивантеевское, озеро между сел. Борцовым и сел. Пестовым, близ г. Валдая): четырехклетные колонии с клетками в 17—20 × 5—8.5 μ, с шипами в (10)—17 μ, с гладкими бесцветными оболочками, без остатков (оснований) шипов. В озерах Ситно и Короцком были находимы экземпляры, которые имели на одной из вершин (расположенных на-крест в колонии) краевых клеток по два шипа: один, согнутый и направленный наружу, и другой, большей частью, крючкообразно согнутый в направлении срединных клеток (впрочем, он может быть направлен также наружу). Размер клеток в одной из колоний был 24 × 6.8 μ, длина шипов — 13.7 μ; в одной колонии наблюдался шип также на одной из вершин срединной клетки. Оболочка — бесцветная и гладкая; остатков (оснований) шипов я не находил.

Таким образом, в озерах Валдайского и Демянского районов Ленинградской области мы имеем только среди крупных (группы *Majores*) форм *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb. три ряда почти полностью параллельных форм: 1) обычных *Majores*, с гладкой оболочкой; 2) колоний типа *Majores* с обломками (основаниями) шипов на полюсах срединных клеток, а также по наружному краю клеток краевых и, наконец, 3) колонии типа *Majores*, но с обломками (основаниями) шипов также и по сторонам срединных клеток, с мелкой точечностью оболочек и с точечными продольными килями.[1]

Возникает вопрос о таксономическом значении всех этих форм. Следуя Смису [15], часть этих форм пришлось бы отнести к разновидностям *Sc. quadricauda* (Turp.) Bréb., часть — к разновидностям *Sc. longus* Meyen. Пришлось бы установить ряд варьететов, близких к *Sc. oahuensis* (Lemm.) Sm. и к *Sc. abundans* (Kirchn.) Chod.

У Шода [9] наши формы оказались бы объединенными в качестве мелких видов в Series *Quadrispinosi*, где, однако, некоторые нашли бы себе место в Subseries A. *Marginato-alati* (формы типа *Sc. oahuensis* (Lemm.) Sm.), а другие — в Subseries C. *Abundantes* и Subseries D. *Quadricaudati*.

Дело осложняется еще крайней модификационной изменчивостью видов *Scenedesmus*, отмеченной еще в работах Шода [9], Троицкой ([3], стр. 186 и след., стр. 210) и других авторов. Такую же изменчивость наблюдал в чистых клонах видов *Scenedesmus* и Ягужинский ([4], стр. 67—95; [5], стр. 97—108; [6], стр. 125—148; [7], 269—271). Однако, в противоположность Троицкой, отказавшейся от признания полиморфизма в р. *Scenedesmus* и других протококковых водорослей и считавшей возможным объединить некоторые ранее описанные виды и разновидности группы *Protococcales* в один вид, Ягужинский с крайнею бережностью относится к каждому клону своих культур, справедливо считая, подобно Шода, что изменчивость *Scenedesmus* в его культурах показывает лишь норму реакции клонов и что клоны, обладающие различной амплитудой изменчивости как отдельных, так и всего комплекса признаков, генетически различны. «Такое распределение клон приводит нас также к важному для нас выводу о несомненном существовании полиморфизма у *Scenedesmus* в смысле состава вида из многих константных единиц (элементарных видов по Шода)» (Ягужинский [4], стр. 91, также [6], стр. 143). Вместе с тем Ягужинский

[1] Для меня остались неясными причины обламывания дополнительных шипов во 2-й и 3-й группах *Scenedesmus*, у которых мне никогда не удавалось видеть колоний с сохранившимися дополнительными шипами. Не имеем ли мы здесь случая образования сезонных форм?

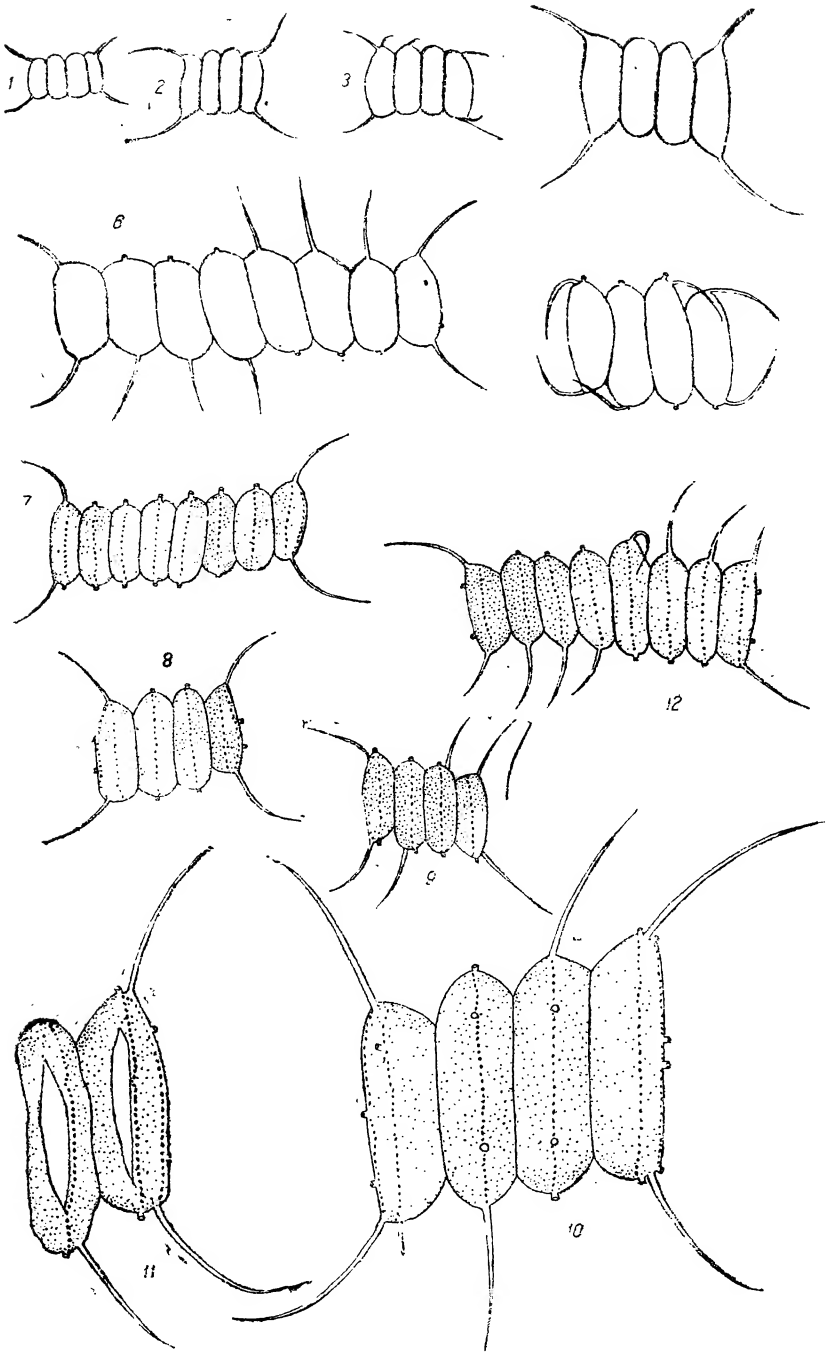


Рис. 1.

1) *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Woronich. emend., directio *typica*, variatio typica. 2) то же, directio *maxima*, variatio Westii. 3) то же, directio *maxima*, variatio multicauda. 4) то же, directio *maxima*, variatio maxima. 5) то же, directio *Chodatii*, variatio setosa. 6) то же, directio *Chodatii*, variatio Smithiana. 7) то же, varietas *valdaica*, variatio Westii. 8) то же, varietas *valdaica*, variatio maxima. 9) то же, varietas *valdaica*, variatio setosa. 10) то же, varietas *valdaica*, variatio setosa. 11) то же, varietas *valdaica*, variatio setosa. 12) то же, varietas *valdaica*, variatio Smithiana. Увеличение рисунков 10 и 11 — 670 ×, остальные — 330×.

считал возможным, «что границы видов *Scenedesmus* придется расширить, отказавшись от возведения мелких константных (относительно) форм в ранг вида, как это во многих случаях сделано в прежних монографиях (Брунталер, Смис, Шода). Виды *Scenedesmus*, подобно видам цветковых растений, нередко представляют собою сложную систему, состоящую из ряда морфологических, а также, вероятно, и физиологических рас» (Ягужинский [6], стр. 145). В общем, Ягужинский пришел к тем же выводам, что и Шода, объединивший в некоторых случаях свои мелкие виды в виды коллективные.

К выводам Шода и Ягужинского я присоединяюсь с той оговоркой, что существующие в природе мелкие константные формы представляю себе не в качестве самостоятельных «элементарных» рас, подчиненных видам высшего ранга и слагающихся в систему, а в качестве мелких константных группировок особей той совокупности поколений, в пределах которой процессы развития сочетаются с значением целого, как основной таксономической единицы.

В своей статье «О полиморфизме *Spirulina platensis* (Nordst) Geitl. в связи с вопросом о виде у синезеленых водорослей» (Воронихин [2]), я предложил называть эти константные формы агамных видов, по своей сущности отвечающие понятию клонов или группы близких клонов, «вариантами» вида (или «биоизотопами»).

Подобно тому как это было с формами кавказских *Closterium*, и варианты валдайских *Scenedesmus quadricauda* слагаются в ряды, и притом в ряды параллельные, почти полностью повторяющие друг друга. Для рядов кавказских *Closterium* я в свое время предложил термин «directio» (Woronichin [8], стр. 354). Полагаю, что этот термин можно было бы сохранить и для вариантов *Scenedesmus quadricauda*. Таким образом, я различаю в водоемах Валдайского и Демянского районов Ленинградской области следующие направления изменчивости *Scenedesmus quadricauda*: 1) directio *typica*; 2) directio *maxima*; 3) directio *Chodatii*. Четвертый ряд по наличию пористости оболочки, по присутствию киля на ней, по наличию окраски шипов, по наличию обломков (оснований) шипов также по поверхности срединных клеток — ряда признаков, сближающих наши варианты с *Sc. oahuensis* (Lemm.) Sm., я считал бы целесообразным выделить, как разновидность — зачинающийся вид, varietas **valdaica** Woronich.

Считаю необходимым отметить, что исследование мое далеко не является монографией вида *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) sensu lato, отвечая лишь наблюдениям в условиях водоемов Валдайского и Демянского районов Ленинградской области. Оно не является также и районной монографией этого вида, поскольку в моем исследовании отмечены лишь главнейшие варианты вида и наиболее ярко выраженные направления изменчивости его в изученном районе.

Состав Scenedesmus quadricauda (Turp.) Woronich. emend. в водоемах Валдайского и Демянского районов Ленинградской области

Scenedesmus quadricauda (Turp.) Woronich. emend.

I. Directio **typica** Woronich.

Длина клеток не превышает 20 μ; длина шипов не превышает 12 μ. Оболочка клеток — гладкая; киля — нет; шипы бесцветные, по одному на вершинах краевых клеток.

a) Variatio typica Woronich.

Syn. *Sc. quadricauda* (Turp.) Bréb. Smith [15] p. 473, Pl. 31, f. 172—175; Pl. 32, f. 176. — Chodat [9], p. 229, f. 133.

Примечание. В нашем материале размер клеток — 10—17 × 4—6.8 μ, длина шипов — 6—11 μ. Встречались 4—8-клетные колонии.
В планктоне многих озер Валдайского и Демянского районов.

b) Variatio quadrispina (Chod.) Woronich.

Syn. *Sc. quadrispina* Chod. Chodat [8], p. 58; *Sc. quadricauda* (Turp.) Bréb., v. *quadrispina* (Chod.) G. Sm. Smith [15], p. 479, Pl. 27, f. 43, Pl. 31., f. 167—170.

Примечание. В нашем материале размер клеток — 9.8—19.6 × 2.8—7 μ; длина шипов 3 μ и 6 μ.
Озера: 2-е Глубоцкое, Гусиное (Изопье), Ситно.

II. Directio **maxima** Woronich.

Длина клеток от 17 до 31 μ, длина шипов — (10) — 17—27 μ. Оболочка клеток гладкая; киля — нет; шипы бесцветные, по одному на вершинах краевых клеток, иногда — по два на одной из вершин краевых клеток, расположенных в колонии накрест (*v. multicauda*).

a) Variatio Westii (G. Sm.) Woronich.

Syn. *Sc. quadricauda* (Turp.) Brèb. v. *Westii* G. Sm. Smith [15], p. 480, Pl. 32, f. 177—180; *Sc. Westii* (G. Sm.) Chod. Chodat [9], p. 227, f. 132.

Примечание. В наших образцах размер клеток 17—20 × 5—8.5 μ, длина шипов (10) — 17 μ.
Озеро у с. Борцово, оз. Ивантеевское.

b) Variatio multicauda Woronich., variatio nova.

Примечание. Размер клеток 22—24 × 6.8 μ; длина длинных шипов — 13.7 μ; коротких — 3.6 μ.
Озера: Короцкое, Ситно.

c) Variatio maxima (W. et G. West) Woronich.

Syn. *Sc. quadricauda* (Turp.) Bréb. v. *maximum* W. et G. West [17], p. 83, Pl. 5,, f. 9—10.

Примечание. Размер клеток — 31 × 12 μ; длина шипов — 27 μ.
Озера: Ивантеевское, Уклейно.

III. Directio **Chodatii** Woronich.

Колонии 4-8-клетные; клетки крупные, в 17—34.5 × 5.4—16 μ, длина шипов — (14) — 17—21 μ, оболочка гладкая, киля нет или он очень слабо развит. Шипы бесцветные, помещаются по одному на концах краевых клеток или также на срединных, причем 1—3 срединные клетки снабжены шипами на одном конце, а другие 1—3 срединные клетки — на другом; кроме того, на свободных концах клеток, также как и близ основания шипов краевых клеток, и иногда и по свободному краю их, наблюдаются очень короткие обломки трубчатых оснований дополнительных шипов.

a) Variatio Westii Woronich., variatio nova.

Примечание. Колонии 4-8-клетные. Размеры клеток 17—21.7 × 5.4—6.8 μ; в восьмиклетных колониях встречались размеры в 24 × 8.5 μ. Отличается от типичной variatio Westii присутствием на концах срединных клеток обломков оснований шипов.

Озера: Ивантеевское, Короцкое.

b) Variatio setosa Woronich., variatio nova.

Примечание. Колонии 4-клетные. Срединные клетки имеют по одному шипу на противоположных концах; на свободных концах наблюдаются очень короткие обломки оснований шипов. В редких случаях срединные клетки имеют незначительные кили. Размер клеток — 32—34 × 12—16 μ; длина шипов — 17—21 μ.

Озера: Короцкое, Ситно.

c) Variatio Smithiana Woronich., variatio nova.

Примечание. Колонии 8-клетные. Срединные клетки несут по одному шипу, притом таким образом, что три смежные клетки снабжены шипами на одном из концов, а три другие — на противоположном. Встречались образцы, у которых две срединные клетки были вовсе без шипов. Свободные концы срединных клеток и наружный край краевых несут очень короткие обломки (основания) дополнительных шипов. Размер клеток 20.5—34.5 × (7) — 10—16 μ; длина шипов — 14—17 μ.

Озера: Короцкое, Ситно.

IV. Varietas *valdaica* Woronich., varietas nova.

Колонии 4-8-клетные; клетки крупные, в (18)—20—34 × (5.4)—10—16 μ; длина шипов — (8.4) — 15—25 μ; оболочка мелко-точечная; срединные клетки с одним видимым продольным точечным килем; краевые клетки — с двумя видимыми килями. Шипы большею частью желтовато-буроватого цвета, помещаются по одному на концах краевых клеток или также — на срединных, причем 1—3 срединные клетки снабжены шипами на одном конце, а другие 1—3 срединные клетки — на другом; кроме того, на свободных концах клеток, так же как и близ основания шипов, по свободному краю краевых клеток, так же как и в других участках поверхности клеток наблюдаются очень короткие обломки трубчатых оснований дополнительных шипов.

Descriptio.

Coenobiis 4—8-cellularibus, cellulis cylindraceo-oblongis, utroque polo obtusato-rotundatis, (18)—20—34 μ longis, (5.4)—10—16 μ latis, serie simplici recta constitutis; membrana cellularum densissime punctata, cellulis medianis costis punctatis solis, cellulis marginalibus costis punctatis binis instructis. Polis cellularum marginalium aculeis plerumque rufescentibus, (8.4)—15—25 μ longis armatis; interdum cellulis medianis 1—3 uno polo, aliis 1—3 in altero etiam aculeis instructis, praeterea polis nudis nec non marginibus cellularum neque aliis locis fragmentis brevibus aculeorum armatis.

Hab. In lacubus Ivantejevskoe nec non Uklejno dictis guv. Leningrad, VII 1936, ipse legi.

a) Variatio Westii Woronich., variatio nova.

Примечание. Колонии 4-8-клетные. Размер клеток — 18—21.5 × 5.4—7 μ. Концы краевых клеток с шипами.

Озера: Ивантеевское.

b) Variatio maxima Woronich., variatio nova.

Примечание. Колонии 4-клетные. Размеры клеток (23.5)—30—32.5 × × (9)—10—12 μ; длина шипов — (15)—17—20 μ, реже до 25—27 μ. Концы краевых клеток с шипами.

Озера: Ивантеевское, Уклейно.

c) Variatio setosa Woronich., variatio nova.

Примечание. Колонии 4-клетные. Размер клеток 19,6 — 34 × (5,6) — — 10—16 μ; шипы — (8.4) — 17—25 μ. Концы краевых клеток с шипами; срединные клетки несут шипы по одному на противоположных концах.

Озера: Ивантеевское, Уклейно.

d) Variatio Smithiana Woronich., variatio nova.

Примечание. Колонии 8-клетные. Размер клеток 19,6—30.7 × 7—10 μ; длина шипов — 15—24 μ; шипы краевых клеток (22—24 μ), иногда длиннее прочих (15—18 μ). Краевые клетки несут шипы на обоих концах; срединные — на одном из концов, причем три смежные клетки несут шипы на одном конце, а три другие — на противоположном.

Озера: Ивантеевское, Уклейно.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Воронихин Н. К систематике р. *Scenedesmus*. Печатается. — [2] Воронихин Н. О полиморфизме *Spirulina platensis* (Nordst) Geite. в связи с вопросом о виде у синезеленых водорослей. Печатается. — [3] Троицкая О. К морфологии и систематике протококковых водорослей. Труды Ботан. института Акад. Наук СССР, сер. II, вып. 1, 1933. — [4] Ягужинский С. Наблюдения над изменчивостью остистых видов рода *Scenedesmus* Meyen. Записки Болшевской биологической станции, 9, 1936. — [5] Ягужинский С. и А. Смирнова. Влияние среды на развитие остей у *Scenedesmus opoliensis* R. Richt, там же. — [6] Ягужинский С. Наблюдения над изменчивостью в клонах безостных видов *Scenedesmus* Meyen, там же, 10, 1937. — [7] Ягужинский С. О структуре вида у протококковой водоросли *Scenedesmus* Meyen. Доклады АН СССР, 17, 1937. — [8] Chodat. R. Monographies d'Algues en culture pure. Materiaux pour la Flore cryptogamique de la Suisse, IV, 1913.— [9] Chodat. R. *Scenedesmus* Ztschr. f. Hydrologie, 3, 1926, p. 227— [10] Huber-Pestalozzi G. Algologische Mitteilungen, VI, Arch. f. Hydrobiol., 20, 1929. — [11] Kirchner O. Algen in Cohn, F. Kryptogamen-Flora von Schlesien. 1878. — [12] Lemmermann E. Ergebnisse einer Reise nach dem Pacific. Plankton-algen. Abhandl. Naturwiss. Verein zu Bremen, 16, 1900, — [13] Lemmermann E. Die Algenflora der Sandwich — Inseln. Botanische Jahrbücher f. Systematik, Pflanzengeschichte u. Pflanzengeographie. 34, 1905. — [14] Naegeli C. Gattungen einzelliger Algen. 1849. — [15] Smith G. M. A monograph of the algal genus *Scenedesmus* based upon pure culture studies. Transact. of the Wisconsin Academy of Sc., Arts and Lett., 18, 2, 1916.— [16] Smith G. M. Phytoplankton of the Inland Lakes of Wisconsin. I. Wisconsin Geologic. and Natural History Survey. Bull. № 57, Sc. Ser., № 12, Madison, 1920.— [17] West W, and G. A contribution to our knowledge of the Freshwater *Algae* of Madagaskar. Transactions of the Linnean Society of London. Ser. II, vol. V, Botany, 1895—1901. — [18] Woronichin N. Ueber die Bedeutung der Variabilität in der Gattung *Closterium* Nitzsh. Archiv f. Protistenkunde, 52, 1926.

Ботанический Институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

N. N. Woronichin

AN ATTEMPT TO CLASSIFY THE INTRASPECIFICAL VARIANTS OF *SCENEDESMUS QUADRICAUDA* (TURP.) BRÉB. IN BASINS OF THE VALDAY AND DEMIANSK DISTRICTS LENINGRAD REGION

Summary

Having taken part in an expedition sent to Valdaj highlands by the Botanical Institute of the Academy of Sciences of the USSR in order to gather some material for the „Algal Flora of Continental Basins in the North of the USSR" the author has stated thed evelopement of typical *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb. and of small variants of this species in

Valdaj lakes as well as considerable variations among the large forms of the same species refering to the group *Majores* Chodat. The latter constitute three series of almost entirely parallel forms: 1) common *Majores* with smooth cell-wall; 2) colonies of the *Majores* type yet with fragments (bases) of spines at the poles of median cells, as well as along the outer border of marginal cells, and 3) colonies of *Majores* type, but with fragments (bases) of spines on the sides of median cells too, with finely punctate cell-wall and longitudinal punctate keels. Some forms of the latter group display an affinity to *Sc. oahuensis* (Lemm.) Sm. and to *Sc. muzzanensis* Hūb. Pest. differing but in wanting of wings at the border of cells.

The author considers the numerous forms observed by him as small constant groupings of intraspecific weight („variants" or „bioisotops").

In Valday basins the author distinguishes three directia of variability within the limits of a species, namely: a) directio *typica*, b) directio *maxima*, c) directio *Chodatii*. The fourth directio of variability represented by variants approaching the forms resembling *Sc. oahuensis* (Lemm.) Sm. and *Sc. muzzanensis* Hūb-Pest. is considered by the author to be a variety — varietas **valdaica** Woronich. n. var.

The author points out that his study is in no way a regional monograph of *Scenedesmus quadricauda* in as much as it notifies but the main variants of the species and the more distinctly expressed directia of variability in the area explored.

Т. А. Работнов

ОПЫТ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА У ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

(Получено 24 V 1945)

Прикорневые листья некоторых видов трав после отмирания разрушаются не полностью. Жилки (сосудистые пучки) их черешков или влагалищ нередко сохраняются длительное время, образуя у основания надземных побегов скопления волокон. Это наблюдается у ряда степных и луговых растений (злаков, осок, лилейных, касатиковых, лютиковых, зонтичных, сложноцветных). По числу скопившихся волокон можно судить о возрасте растений. Число волокон, остающихся ежегодно после отмирания листьев, однако сильно варьирует в зависимости от возраста особи и ее жизненного состояния. В первые годы жизни луговые травы в ценозах обычно находятся в ювенильном состоянии, имея всего 1—2 слаборазвитых листа. В этот период у них ежегодно остается лишь небольшое число тонких волокон, которые сохраняются, повидимому, короткий срок. Во взрослом состоянии число остающихся после разрушения листьев волокон, их мощность и способность длительно сохраняться, значительно возрастает. Нельзя поэтому определить возраст особи, сосчитав число волокон и разделив его на число жилок в черешках листьев, возникших в год исследования. Это дает преуменьшенное представление о возрасте растений. Также нельзя точно определить возраст по числу «ярусов» остатков листьев (волокон) на корневище, так как они расположены очень тесно друг к другу и их трудно разграничить. Кроме того, остатки листьев первых лет жизни со временем теряются.

В любом ценозе, как правило, виды, входящие в его состав, представлены многочисленными особями различного возраста, от проростков до старых растений. Изучив все особи вида на определенной более или менее значительной площади, можно установить ход накопления волокон с возрастом и на основе этого судить о возрасте, которого достигают особи изученного вида в данном ценозе, и о длительности отдельных периодов жизни растения. Такое исследование для ряда видов проведено в 1944 г. на субальпийском разнотравно-злаковом лугу на северном склоне на высоте, примерно, 1950 м н. ур. м. (урочище Шит-жет-мес в Кисловодском районе). В растительности луга преобладали: *Bromus variegatus* M. B., *Brachypodium pinnatum* (L.) P. B., *Anemone fasciculata* L., *Cephalaria gigantea* (Led.) E. Bobr. На площади в 5—10 м² 1—3 IX 1944 г. были собраны все особи: *Anemone fasciculata* L., *Peucedanum pschavicum* Rupr., *Tragopogon reticulatus* Boiss. et Host., *Libanotis montana* All. Для ветреницы определены: число волокон и число жилок в черешках листьев 1944 г. для 139 особей, собранных с площади 10 м². Среди изученных растений первоначально были отобраны все особи, возникшие в 1944 г. (не имевшие волокон у основания листьев). Для этой группы растений (воз-

раст менее года — «0» лет) было определено среднее число жилок в черешках листьев, что соответствует числу волокон, которые останутся после отмирания листьев — их оказалось 6 (табл. 1). Все растения, имевшие 6 и менее волокон, отнесены к следующей группе особей, имевших возраст 1 год. Среднее число волокон у растений этой группы оказалось 4, а среднее число жилок в черешках листьев — 5. Следовательно, к концу второго года жизни у ветреницы в среднем остается при основании листьев 9 волокон. Поэтому, в группу растений в возрасте «2 лет» отнесены особи с числом волокон 7—9 и т. д. (табл. 1). Так, последовательно, все изученные особи были разбиты на возрастные группы.

Для некоторых возрастных групп материала не оказалось (группы 5, 11, 24 лет, табл. 1). В этих случаях принималось, что увеличение числа волокон за этот год шло в одинаковых размерах с предыдущим годом (цифры указаны в кавычках).

Несомненно, что определение возраста отдельных особей этим методом может быть неточным, так как некоторые из них характеризуются очень замедленным ходом развития, а другие, наоборот, развиваются очень быстро. В среднем же, этим методом возраст растений, повидимому, можно определить довольно точно. Точность определения должна возрастать с увеличением числа изученных особей.

На основании данных табл. 1 был определен, кроме того, возраст 17 взрослых особей ветреницы, собранных в 1943 г. в непосредственной близости с изученным участком (их возраст 20—47 лет). В пределах каждой возрастной группы в табл. 1 указано число ювенильных растений, растений переходных от ювенильных к взрослым, взрослых растений, находящихся в вегетативном и в генеративном состоянии. К генеративным относились особи, имевшие генеративные побеги в 1944 или в 1943 г.

У *Peucedanum pschavicum* Rupr. возраст был определен для 106 особей, собранных с площади 10 м² (табл. 2). Ввиду малочисленности особей, возникающих в 1944 г., группа однолетних была отобрана по совокупности признаков.

У *Tragopogon reticulatus* Boiss. et Host. возраст определен для 102 особей, собранных с площади 5 м². У *Libanotis montana* All. возраст определен для 16 особей, собранных с площади 10 м² и дополнительно для 20 взрослых, преимущественно генеративных особей.

Собранный материал невелик, на основе его можно лишь продемонстрировать применение метода. Некоторые предварительные выводы из его анализа все же решаемся сделать.

1. Среди изученных особей основная масса взрослых растений ветреницы имеет возраст в пределах 22—35 лет, отдельные же особи возможно могут достигать возраста свыше 50 лет. Молодые растения длительное время, в среднем не менее 7 лет, пребывают в ювенильном состоянии. Длительность виргинильного периода (период от прорастания до достижения половозрелого возраста) весьма значительна. Наиболее раннее зацветание для образцов 1944 г. было отмечено в возрасте 22 года, а для образцов 1943 г. в возрасте 21 г.

2. Среди изученных особей *Peucedanum pschavicum* Rupr. наибольший возраст определен в 17 лет. Ювенильное состояние обычно длится 2—4 года, часто уже на 3-й год жизни растения имеют листья взрослого типа. Длительность виргинильного периода обычно более 8 лет, реже 5—6 лет.

3. Среди изученных особей *Tragopogon reticulatus* Boiss. et Host. возраст основной массы взрослых растений был определен в 8—21 год. Максимальный возраст определен в 36 лет.

Половозрелое состояние, повидимому, обычно наступает не ранее восьмилетнего возраста, но случается и в более ранние сроки (на 4-й год).

4. *Libanotis montana* All. на питомниках обычно ведет себя как типичный двухлетник. В районе, где проводились работы, на субальпийских лугах, это многолетник. Для 12 изученных особей, цветших в 1944 г., возраст определен в пределах 6—20 лет. Более часто порезник зацветает, повидимому, в возрасте 10—12 лет.

Полученные данные подтверждают наблюдения Линкола (Linkola [2]), Богдановской-Гиенэф [1] и др. о значительной длительности виргинильного периода у многолетних луговых трав, произрастающих в естественных условиях. Особенно длителен он у *Anemone fasciculata* L. Меньшая длительность виргинильного периода у *Tragopogon reticulatus* Boiss. et Host., нежели у других изученных видов, объясняется тем, что это растение размножается, главным образом, вегетативно и вновь возникающие особи не теряют в первые годы жизни связи с материнским растением и получают от них дополнительное питание. Большая длительность виргинильного периода у ветреницы не является чем-либо необычным. В литературе известны указания, что *Veratrum Lobelianum* Bernh. зацветает не ранее, как в возрасте 20—30 лет. Такой же срок указывается для *Gentiana lutea* L. [Сольсбэри (Salisbury [3])].[1]

В приведенных в табл. 1 и 2 данных не наблюдается закономерности уменьшения в численности особей с возрастом, как это отмечено Линкола [2] для ряда видов лугового разнотравья. Отсутствие правильного убывания в численности особей с возрастом в наших данных объясняется, повидимому, не малым количеством собранного материала и не неточностью в определении возраста, а, главным образом, неравномерностью в ходе появления новых и в отмирании старых особей по годам. На это, в частности, указывает довольно близкое совпадение «максимумов» численности по годам у размножающихся лишь семенами *Anemone fasciculata* L. и *Peucedianum pschavicum* Rupr. и меньшая выраженность этих максимумов у размножающегося вегетативно *Tragopogon reticulatus* Boiss. et Host. Отсутствие правильности в убывании численности с возрастом вполне закономерно, так как семенная продуктивность, число появившихся всходов и число выживших до конца года резко колеблется по годам в связи с различиями в климатических условиях, а также размножением грызунов и пр. Многочисленные факты, подтверждающие это, получены при изучении возобновления древесных пород.

Неравномерно также идет отмирание молодых растений. В иные годы оно очень велико, в другие отмирания почти не происходит. Так, из 74 взятых в 1943 г. под наблюдение ювенильных особей *Anemone fasciculata* L. за год отмерло лишь 2. Неудивительно поэтому, что на изученном нами лугу особи ветреницы и горичника, возникшие в 1943 г., были более многочисленны, нежели возникшие в 1944 г. Аналогичные данные указаны для некоторых травянистых растений Грейландии [Вагер (Wager [4])], когда численность годовалых растений превышала число особей, возникших в год проведения исследования.

На основании данных, приведенных в табл. 1 и 2, можно сделать, следовательно, вывод, что возобновление изученных растений в данном ценозе идет непрерывно, но неравномерно. Правильное, постепенное падение в численности особей с возрастом, отмеченное Линкола [2], повидимому, наблюдается в природе более редко.

[1] По Hegi — 10—12 лет.

ТАБЛИЦА 1

Определение возраста у *Anemone fasciculata L.*

Возраст в годах	Среднее число волокон	Среднее число жилок в черешках листьев 1944 г.	Среднее число волокон после разрушения листьев [1]	Число особей	В том числе			
					ювенильных особей	особей с переходными к взрослым листьями	взрослых особей в вегетативном состоянии	взрослых особей в генеративном состоянии
0	0	6	6	14	14	—	—	—
1	4	5	9	18	18	—	—	—
2	8	8	16	17	7	—	—	—
3	12	10	22	10	10	—	—	—
4	20	9	29	3	3	—	—	—
5	—	—	„36“	0	—	—	—	—
6	30	23	53	2	1	1	—	—
7	44	32	76	6	3	3	—	—
8	62	22	84	7	2	3	2	—
9	85	27	112	3	—	2	1	—
10	96	27	123	12	3	4	5	—
11	—	—	„143“	0	—	—	—	—
12	131	26	157	3	—	2	1	—
13	155	33	188	2	—	—	2	—
14	160	36	196	1	—	—	1	—
15	195	49	244	1	—	—	1	—
16	230	45	275	3	—	1	2	—
17	252	54	306	1	—	—	1	—
18	292	41	333	2	—	—	2	—
19	321	55	376	5	—	1	4	—
20	—	—	„416“	0	—	—	—	—
21	397	43	440	5	—	2	3	—
22	423	77	500	7	—	2	3	2
23	473	66	540	6	—	—	5	1
24	—	—	„580“	0	—	—	—	—
25	(570)[2]	(82)	„620“	1	—	—	—	1
26	(620)	(72)	„660“	2	—	—	1	1
27	(659)	(71)	„700“	2	—	—	—	2
28	(680)	(38)	„740“	1	—	—	1	—
29	(735)	(67)	„780“	2	—	—	1	1
30	(763)	(45)	„820“	1	—	—	1	—
31	(785)	(45)	„860“	1	—	—	—	1
32	(856)	(61)	„900“	2	—	—	2	—
33	(885)	(111)	940	3	—	—	—	3
34	(908)	(56)	„980“	1	—	—	—	1
35	(957)	(45)	„1020“	2	—	—	1	1
38	(1100)	(95)	—	1	—	—	—	1
45	(1350)	(65)	—	1	—	—	1	—
58	(1850)	(67)	—	1	—	—	1	—
Всего				139	61	21	42	15

[1] Число волокон после разрушения листьев равно числу имеющихся волокон + число жилок в черешках листьев 1944 г.

[2] Для растений в возрасте 25 лет и старше, в виду ограниченности имеющегося материала, условно принято, что ежегодно число волокон увеличивается на 40 (среднее для особей в возрасте 21—23 лет). Фактические данные по числу волокон и числу жилок в черешках листьев 1944 г. приведены в скобках.

ТАБЛИЦА 2

Определение возраста у *Peucedanum pschavicum* Rupr.

Возраст в годах	Среднее число волокон	Среднее число жилок в черешках листьев	Среднее число волокон после разрушения листьев	Общее число особей	В том числе		
					ювенильных	взрослых	
						в вегетативном состоянии	в генеративном состоянии
0	—	—	—	1	1	—	—
1	7	8	15	13	13	—	—
2	12	7	19	9	3	6	—
3	18	9	27	6	5	1	—
4	24	11	35	6	2	4	—
5	33	14	47	11	1	9	1
6	41	16	57	12	—	11	1
7	51	21	72	3	—	3	—
8	63	16	79	12	—	9	3
9	74	18	92	1	—	1	—
10	87	20	107	8	—	4	4
11	100	18	118	12	—	4	8
12	111	16	127	6	—	4	2
13	124	12	136	1	—	1	—
14	130	18	148	2	—	—	2
15	145	7	152	1	—	—	1
16	—	—	„159“	0	—	—	—
17	165	15	180	2	—	—	2
Всего				106	25	57	25

ЛИТЕРАТУРА

[1] И. Д. Богдановская-Гиенэф. Семенное возобновление в луговых ценозах лесной зоны. Ученые записки Ленинградского Гос. университета. Серия биологическая, вып. 20, 1941.—[2] Linkola K. Ueber die Dauer und Jahresklassenverhältnisse des Jugendstadiums bei einigen Wiesenstauden. Acta forestalia fennica, 42, 1936.—[3] Salisbury E. J. The reproductive capacity of plants. London. 1942.—[4] Wager H. G. Growth and survival of plants in the Arctic. Journal of Ecology. v. 26, № 2, 1938.

T. A. Rabotnov

UN ESSAI SUR LA DETERMINATION DE L'ÀGE DES PLANTES HERBACÉES

Résumè

L'auteur vient à la conclusion que le renouvellement des plantes étudiées dans un coenose donné (les environs de Kislovodsk, une prairie subalpine avec un tapis d'herbes différentes et de graminées) s'accomplit d'une façon continue et intégrale.

Une baisse regulière avec l'âge de la quantitè des individus, observée par Linkola, est, à ce qu'il paraift, un phénomène plus rare.

П. Д. Ярошенко

О СМЕНАХ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

(Получено 20 II 1945)

Введение

Учение о сменах растительного покрова представляет тот раздел фитоценологии или геоботаники, который, в особенности за последнее время, вызывает наиболее оживленный интерес. Но, несмотря на это, целый ряд вопросов теории смен остается до сих пор неразработанным.

Мною сделана попытка первоначальной разработки некоторых «пустых мест» и спорных положений в теории смен.

Следует различать следующие типы смен фитоценозов:

1. Сезонные или чередования «аспектов».
2. Годичные, т. е. видоизменения фитоценоза по годам в зависимости от метеорологических условий каждого года и от степени и характера воздействия в разные годы тех или иных биотических и других факторов.
3. Сукцессионные.
4. Исторические.
5. Филоценогенетические.

До сих пор три последних типа смен четко не разграничивались, а чаще всего даже просто смешивались в одном понятии: смена или сукцессия. Между тем, хотя эти три категории смен и находятся в самой тесной взаимной зависимости, разграничение их необходимо, так как каждая из них имеет свою специфику.

Сукцессия — это смена фитоценозов на каком-либо конкретном участке, напр. смена фитоценозов при зарастании озера, надвигание леса на степь, отмечавшееся для европейской равнины, и т. д.

Историческая смена фитоценозов — это чередование их типов на протяжении ряда эпох и на территории какой-либо конкретной области. К исторической смене можно отнести, напр., смену лесных формаций какой-либо страны в послеледниковый период, устанавливаемую послойным пыльцевым анализом торфяников.

Филоценогенез — это эволюционная выработка того или иного типа фитоценозов, напр. выработка степного типа из других, более древних. Прежде этот процесс называли филогенезом или филогенией, но для четкого различения его от филогении видов В. Н. Сукачев [12] предложил термин «филоценогенез».

В любой момент своего существования каждый фитоценоз находится в изменении, и это изменение всегда включает элементы каждого из перечисленных выше пяти типов смен. Действительно,

любой фитоценоз в каждый момент своей жизни: 1) проходит одну из фаз своего сезонного развития, 2) отражает на себе влияние внешний условий данного года, 3) находится на пути к смене другим фитоценозом, 4) переживает тот или иной этап своей истории и, наконец, 5) проходит одну из стадий своей эволюционной выработки.

Рассмотрим некоторые вопросы, касающиеся сукцессионных и исторических смен фитоценозов, а также филоценогенеза.

Сукцессии

Климакс

Как известно, каждая сукцессия слагается из ряда последовательных этапов или стадий. Например, при зарастании лесом приречных песков можно наблюдать прежде чем сформируется лесной фитоценоз, ряд последовательных, более или менее кратковременных стадий. Сначала обычно возникает негустая заросль какого-нибудь одного травянистого пионера, напр. хлоща (*Equisetum*), затем появляются и другие травы, и травяная заросль переходит в смешанно-разнотравную стадию. Далее появляются и древесные всходы, сначала чаще всего всходы ив (*Salix*) и постепенно травяная заросль сменяется ивняком, в котором травы играют уже роль второго яруса. Стадия ивняков или ивовых зарослей обыкновенно является уже более длительной. Но наблюдения показывают, что если ивняки не вырубаются и не стравливаются скотом, что бывает, например, в некоторых глухих уголках Кавказа, то начинается затем постепенное внедрение в ивовую заросль тополя (*Populus nigra* или *P. nivca*), так что с течением времени ивняк сменяется тополевым лесом, среди которого светолюбивые ивы остаются лишь на прогалинках и по опушкам. Тополевый лес, при отсутствии вмешательства человека, существует в таких местах уже весьма долгое время, не сменяясь никаким другим фитоценозом. Такого рода фитоценоз, существующий на данном месте очень долгое время, называют климаксом, а ряд стадий от начальной до климакса называют серией. Степень выработанности фитоценоза возрастает от начальной стадии до климакса, а в этом то и состоит причина того, что климакс способен очень долго существовать без смены каким-либо другим фитоценозом. Это понятие не означает, что климакс вовсе не изменяется, но изменения эти сравнительно ограничены и долго не выходят из рамок данного типа фитоценоза.

Другими словами, климакс является очень стойким фитоценозом именно потому, что в нем виды растений сравнительно хорошо подобраны друг к другу, а весь фитоценоз в целом хорошо приспособлен к своей среде, очень медленно изменяя ее и изменяясь сам, но до поры до времени в весьма ограниченных пределах.

Столь длительное существование климакса, во внешне почти неизменяемом состоянии, дало повод некоторым ботаникам американской школы пустить в ход мнение, будто климакс неизменен. Такого рода высказывания можно, напр., найти у Клементса, хотя в других местах своих трудов тот же автор как будто и признает, что климаксы тоже изменяются. Так или иначе, но с понятием климаксов стали иногда связывать представление о застывшем, неизменяющемся фитоценозе. Поэтому с развитием у нас в Союзе идей фитоценологии на основе диалектического материала, несовместимого с признанием в природе неподвижности, стали высказываться мнения о желательности изъятия термина и даже самого понятия «климакс». В таком роде писал, напр.

Н. Ф. Комаров [7], а в самое последнее время также и В. Н. Сукачев [12]. По мнению Сукачева, термин «климакс» не является необходимым и даже может принести вред, так как даже если признать, что климаксы изменяются, то все же прежнее представление о них, как о чем то неизменном — будет вносить путаницу и неправильные толкования. Сукачев считает, что фитоценозы-стадии и фитоценозы-климаксы разграничивать необязательно. Я, однако, позволю себе высказаться против такого смешения. Бесспорно, что каждый климакс, с одной стороны, и предшествующие ему стадии — с другой, каким бы термином те и другие не называть — представляют разные вещи. Климакс отличается от предшествующих ему стадий своею выработанностью и своим весьма длительным существованием. Климакс представляет стадию ограниченного движения в развитии растительности. Такое определение климакса было предложено мною в одной из предыдущих работ [15], и там же были приведены следующие слова Энгельса [14] [1] «Отдельное движение стремится к равновесию, но движение в целом снова уничтожает это равновесие. Таким образом покой и равновесие представляют там, где они имеют место, результат ограниченного движения».

Браун Бланке сравнивает климакс с паузой при дыхании. И, действительно, чередование во времени климаксов и ряда стадий представляет в известной мере как бы пульсацию в развитии растительного покрова.

Поскольку каждый климакс и предшествующие ему стадии представляют разные вещи, то понятие климакса должно быть сохранено в науке. То обстоятельство, что раньше имели место высказывания о неизменности во времени климакса — не может служить к этому препятствием. Вид во времена Линнея тоже считался переменным, но, несмотря на то, что теперь общепризнана изменяемость видов, понятие и термин «вид» все же сохранены и необходимы.

Итак, климаксы — это наиболее стойкие комбинации растений, подбирающиеся в процессе прохождения всех предыдущих стадий и поэтому наилучше отвечающие как условиям совместного существования, так и условиям окружающей среды. Однако, окружающая среда меняется как под воздействием самого климакса, так и по многим другим причинам, и уже поэтому данный климакс с течением времени становится все менее и менее стойким на занятом им месте. Кроме того, составляющие климакс виды растений и даже разные особи одних и тех же видов по-разному реагируют на изменения среды и, наряду с этим, изменяются хотя бы в незначительной степени и сами, что вызывает изменение и их взаимоотношений между собою. В связи со всем этим, как во взаимоотношениях между растениями, так и во взаимоотношениях всего фитоценоза со средою нарастают противоречия. Наконец, наступает перелом, и данный климакс сменяется другим фитоценозом. Такая смена рано или поздно происходит с любым климаксом, после чего или начинается новая серия стадий, или же сразу на данном месте формируется новый климакс, более отвечающий измененным условиям среды. Последний случай имеет место при надвигании одного климакса на другой.

Взаимодействие фитоценозов как совокупностей

Надвигание одного фитоценоза на другой, напр. леса на степь, луга на лес и т. д., представляет своеобразную и мало изученную категорию сукцессий. Прежде всего встает вопрос: можно ли представить

[1] Анти-Дюринг, изд. 6-е. 1936, стр. 43.

надвигание одного фитоценоза на другой с ним смежный, как результат борьбы или соревнования между ними. Конечно, такая трактовка неприемлема, потому что она вытекает из совершенно неверного уподобления фитоценоза организму. Неправильность такого подхода подробно мотивировал А. П. Шенников [13], который справедливо отметил также, что взаимосвязь каких-либо фитоценозов нужно понимать прежде всего как взаимодействие составляющих их растительных особей. Но, наряду с этим своим верным замечанием, Шенников совершенно игнорирует взаимодействие самих фитоценозов как совокупностей, с чем уже согласиться нельзя. В действительности существуют не только взаимодействия слагающих фитоценозы растений, но и взаимодействия фитоценозов в целом. Существование таких взаимодействий вытекает уже из того факта, что фитоценоз не просто сумма растений, а сложный комплекс, обладающий целым рядом своих специфических черт. К взаимодействиям фитоценозов как совокупностей следует, например, отнести: 1. Фитоклиматическое влияния стены леса на прилегающую травяную растительность. 2. Влияние массового расселения целых групп растений, размножающихся корневищами, укореняющимися лежачими стеблями ли же массовым обсеменением. Такое массовое расселение как раз и характерно для процессов надвигания одного фитоценоза на другой. Напр., надвигание густой заросли кавказского рододендрона на березняки происходит сравнительно быстро благодаря тому, что рододендрон надвигается не отдельными особями, а целой их массой, всею своею густой зарослью, буквально подминая под себя травы и мелкий древесный молодняк.

Мы видим, следовательно, что взаимодействия фитоценозов сводятся не только к взаимоотношениям отдельных составляющих их растений, но и к взаимоотношениям фитоценозов как совокупностей, имеющим свою особую специфику. Эти последние взаимоотношения еще почти совсем не затронуты исследованиями, но они настолько своеобразны и интересны, что их изучение в дальнейшем, надо думать, составит новую и весьма содержательную главу фитоценологии.

Исторические смены фитоценозов

Реликтовые фитоценозы

Клементс (Clements [16]) выдвигает «метод реликтов» для восстановления как исторического, так, впрочем, и сукцессионного прошлого растительности страны. Его интересуют реликтовые фитоценозы, т. е. остатки прежней растительности. Метод реликтов в том виде, как его понимает Клементс, имеет, например, большое значение для восстановления характера прежней растительности тех местностей, которые сплошь окультурены и видоизменены человеком. Клементс указывает, что в таких местностях значительный интерес представляет, например, изучение фитоценозов по краям больших дорог, в особенности на железнодорожных откосах, где растительность почти не подвергается воздействию человека и где поэтому часто находят себе приют дикие фитоценозы, характеризующие растительный покров прошлого. В местностях, испытавших иссушение и, в связи с этим, сильное изменение в растительном покрове, реликтовые фитоценозы можно находить в понижениях рельефа, на северных склонах и тому подобных местах, где больше влажности. В районах, издавна используемых как пастбища, реликтовые фитоценозы можно видеть в огороженных местах, где выпас не производится.

Нужно, однако, заметить, что термин «реликт» понимается Клементсом очень широко. Обычно, под реликтовыми видами подразумевают остатки какой-либо древней угасшей флоры, имевшей расцвет не только в предисторическую, но часто в одну из более древних эпох. Аналогичное понимание следовало бы применить и к реликтовым фитоценозам, но Клементс под именем реликтов объединяет и остатки растительности третичного периода и дикую растительность окультуренной местности, сохранившуюся среди нее в виде небольших клочков. С моей точки зрения Клементс неправ в том, что он смешивает историческое прошлое растительного покрова с его сукцессионным прошлым, между тем как эти два понятия отличаются не только количественно, но и качественно.

Сукцессионный метод изучения истории растительного покрова

Реликтовые фитоценозы в нашем понимании, т. е. остатки древнего растительного покрова нередко могут быть обнаружены по их роли в современных сукцессиях. В этом состоит основа сукцессионного метода изучения истории растительности страны. Реликтовыми обыкновенно оказываются те фитоценозы, которые являются вполне выработавшимися и часто чем-либо резко выделяются среди окружающей растительности, но тем не менее играют роль не климакса, а то более, то менее кратковременной стадии. Смена таких реликтовых фитоценозов-стадий другими осуществляется обычно не эндо-, а экзодинамически, причем в их отмирании на каждом данном участке нередко играет роль тот же самый фактор, который вызвал их угасание в историческом аспекте.

Прекрасным примером такого рода реликтовых ассоциаций служат заросли кавказского рододендрона в Центральном Закавказье. Это по составу и структуре вполне выработавшиеся и даже крайне специализированные фитоценозы, но тем не менее они играют роль не климакса или субклимакса, а роль стадии при смене субальпийских лесов лугами. Рододендронники, располагаясь в горах, то более, то менее узкой полосой над верхней лесной границей, надвигаются сверху на леса, а по верхнему краю своей полосы сами медленно отмирают, вымерзая в малоснежные зимы, причем на их месте развиваются там наступающие также сверху субальпийские луга. Эти явления, особенно подробно изучены Н. А. и Е. А. Буш в Юго-Осетии [2, 3, 4]. Нужно еще заметить, что темпы отмирания самих рододендронников по их верхней границе обыкновенно превышают темпы их надвигания на лес. В результате рододендронники играют в этих районах роль стадий при смене лесов у их верхнего предела субальпийскими лугами.

Другим примером реликтовых фитоценозов может служить субальпийское высокотравие, которое, несмотря на свою сравнительную выработанность (однако неполную, так как настоящие ассоциации в нем все же не выражены) и специфичность также играет в Центральном и Восточном Закавказье роль не климакса или субклимакса, а стадии. Высокотравие или вклинивается в сукцессию между двумя лесными климаксами или же (подобно рододендронникам) временно сменяет лес у его верхней опушки, с тем чтобы впоследствии в свою очередь смениться субальпийским лугом.

И рододендронники и высокотравие представляют реликты третичной высокогорной растительности Кавказа. Основная причина их угаса-

ния с третичной эпохи до наших дней — это иссушение (континентализация) климата Кавказа. Поэтому в более влажном Западном Закавказье (Колхида) эти фитоценозы еще и теперь играют роль климаксов, тогда как в западной части Восточного Закавказья они играют лишь роль стадий. Таковы, напр., рододендронники в Юго-Осетии и высокотравие окрестностей Кировакана в Армении. На крайнем же востоке Закавказья они выпадают из растительного покрова вовсе. Это пространственное угасание рододендронников и высокотравия, имеющее место в пределах Закавказья с запада на восток, отражает их угасание во времени, происходящее еще с конца третичной эпохи и продолжающееся и в наши дни. Таким образом угасание какого-либо климакса в историческом аспекте может выразиться в том, что этот климакс переходит сначала на положение стадии и лишь впоследствии угасает вовсе. Но переходя на положение стадии (по кратковременности своей роли в сукцессионной серии), такой угасающий климакс не теряет выработанности своего состава и структуры, обнаруживая этим свою реликтовую природу. Таковы основные предпосылки к сукцессионному методу изучения истории растительного покрова.

Кроме высокотравия и рододендронников можно привести и другие примеры реликтовых климаксов, перешедших в современную эпоху на положение стадии. Сюда относятся, напр., многие типы наших сосновых лесов, представляющих, очевидно, реликт послеледниковой ксерической эпохи. Сосновые леса в огромном большинстве случаев также играют в умеренных областях Евразии роль стадий, возникая временно среди еловых, пихтовых или буковых лесов в местах их уничтожения пожарами или другими причинами. Но несмотря на то, что они играют роль более или менее кратковременных стадий, сосновые леса имеют весьма выработавшиеся и специфические состав и структуру.

Следует, однако, иметь в виду, что если выработавшиеся фитоценозы стадии обыкновенно являются реликтовыми, то далеко не все вообще реликтовые фитоценозы играют роль стадий. Бывают фитоценозы, реликтовость которых проявляется иным путем, например экологической неоднородностью видового состава. Таковы, напр., олуговевшие высокогорные степи Южной Европы и Кавказа (Festuceta variae), реликтовой природе которых были в свое время посвящены другие мои работы. Но подробное рассмотрение этого вопроса выходит уже из рамок данного сообщения.

Филоценогенез

Сущность филоценогенеза

Как уже было сказано выше, филоценогенез — это эволюционная выработка того или иного типа фитоценозов, той или иной ассоциации, формации и т. д. Представим себе какую-нибудь ассоциацию, напр. Pinetum myrtillosum — сосновый лес с черникой во втором ярусе и с гипновыми мхами — в третьем. Эта ассоциация представляет не случайный набор растений, что видно уже из того, что она занимает не один только участок, а множество участков, многие из которых хотя и разбросаны далеко один от другого, но на каждом из них состав и структура фитоценоза все же повторяют друг друга.

Кроме того, как известно, каждый выработавшийся фитоценоз обладает способностью восстанавливаться на том самом месте, где он был уничтожен, напр. человеком. Так, на залежах непременно, если их предоставить самим себе, после ряда лет и путем смены ряда стадий

возникают те же самые ассоциации (степные, лесные и т. д.), какие были на этом самом месте до его распашки. Этот процесс восстановления фитоценозов свидетельствует, что выработавшийся фитоценоз представляет в значительной мере стойкое, испытанное тысячелетиями образование, что виды растений в нем сравнительно хорошо «подогнаны» друг к другу, а весь фитоценоз в целом хорошо «подогнан» к среде, к своему местообитанию. Ясно, что такого рода выработка фитоценозов могла произойти лишь в результате длительного процесса, и вот этот-то эволюционный процесс и называется филоценогенезом. В основе филоценогенеза лежит подбор растений как к совместному произрастанию, так и к произрастанию в определенных условиях среды. А так как и подбор растений друг к другу и подбор их к среде длился тысячелетиями, то за это время успевали заметно изменяться и самые виды растений, т. е. приобрести такие приспособительные изменения, которые приобрели уже наследственный характер и благодаря которым эти виды приспособились к существованию в фитоценозах именно данного типа. Наряду с таким подбором видов происходит и отбор самих фитоценозов. Из всех возникающих, случайных комбинаций растений сохраняют свое существование лишь конкурентно наиболее стойкие, т. е. такие, которые представляют наиболее прочно спаянные фитоценозы, способные и в целом (а не только отдельными особями составляющих их видов растений) создавать обстановку, благоприятную лишь для своего набора видов и неблагоприятную для посторонних пришельцев. Именно такие фитоценозы и стали воспроизводиться бесконечное число раз при заселении растениями определенных местообитаний, причем одни из них заняли место довольно длительных стадий в сукцессионных сериях, а другие получили значение климаксов и субклимаксов. Все же менее стойкие комбинации растений или вовсе не воспроизводятся в природе или же воспроизводятся лишь как очень кратковременные стадии.

Вот почему мы не наблюдаем в природе бесконечного количества выработавшихся типов фитоценозов: ассоциаций, формаций и т. д., а лишь сравнительно ограниченное их число, представленное лишь теми видовыми комбинациями, которые оказались самыми стойкими. Это ограниченное число типов создалось путем отбора фитоценозов, понятия впервые обоснованного советским ботаником В. В. Ревердатто [9]. Отбор фитоценозов, или, как его не совсем удачно назвал Ревердатто «естественный отбор второго порядка» (под естественным отбором первого порядка он понимает отбор особей, лежащий в основе видообразования) является одной из важнейших движущих сил филоценогенеза.

Нельзя согласиться с В. В. Алехиным [1], когда он, критикуя точку зрения Ревердатто, утверждает, что отбор фитоценозов есть процесс лишь онтогенетический и что «никакого отношения этот отбор «второго порядка» к отбору дарвиновскому, естественному отбору не имеет». Если бы дело ограничивалось здесь одним только онтогенезом фитоценозов, то как же могли бы возникать одинаковые климакс-фитоценозы независимо друг от друга на разобщенных участках? Как могло бы происходить восстановление климакс-фитоценозов на заброшенных культурных угодьях, напр. на залежах, достаточно точно воспроизводящее именно те фитоценозы, которые были на этих местах до распашки? Ясно поэтому, что отбор фитоценозов есть процесс не только «онтогенетический», но и филогенетический, точнее — филоценогенетический. Связующими звеньями между отдельными «онтогенезами» этого сложного процесса являются сами виды и индивиды растений, наилучше приспособленные к произрастанию вместе и при-

том в определенных сочетаниях. Таким образом в основе отбора фитоценозов лежит все тот же естественный отбор видов и индивидов, как его понимал Дарвин, но, кроме того, здесь налицо и своя специфика, имеющая место опять-таки в связи с тем, что фитоценоз это закономерное целое, а не простая сумма растений.

Схема филоценогенеза основных типов растительности

В результате филоценогенеза сформировались все те типы фитоценозов: лесной, степной, луговой и т. д., которые принято считать основными типами растительности, наделенными целым рядом характернейших черт, вырабатывавшихся, конечно, очень долгое время. Встает вопрос: каковы же родственные отношения этих типов между собою, какие из них древнее, какие моложе, произошел ли лесной тип от лугового, или луговой от лесного, или степной от лугового и т. д.

Еще в конце прошлого века к разрешению этой задачи пытался подойти один из основоположников фитоценологии И. Пачоский в своей краткой, но содержательной статье под названием «Стадии развития флоры» [8]. Он выдвинул мысль, что растительность каждой страны в своем естественном последовательном развитии проходит три основных стадии: пустынную, затем степную и, наконец, лесную. По Пачоскому, лес произошел из степи и степь из пустыни.

Иначе подошел к этому вопросу А. А. Гроссгейм [5] почти через 40 лет после Пачоского. Он наблюдал в полупустынной зоне Азербайджана своеобразные, как он называет, «пустынные леса». Эти «пустынные леса» располагаются на контакте полынной полупустыни и фисташково-дубового леса (Quercus longipes + Pistacia mutica) и представляют ту же полынную полупустыню, но с редкостойным верхним ярусом из деревьев фисташки. Гроссгейм считает, что наблюдавшиеся им пространственные переходы: полупустыня — фисташковый пустынный лес — фисташково-дубовый лес — дубовый лес, отражают генетические взаимоотношения, и выдвигает мысль, что лесной тип растительности произошел из полупустынного и что связующим звеном между ними явился как раз «пустынный лес». Критикуя точку зрения Пачоского, Гроссгейм вместо ряда:

пустыня → степь → лес

предлагает ряд:

$$\text{пустыня} \rightarrow \text{полупустыня} \begin{cases} \nearrow \text{лес} \\ \searrow \text{степь} \end{cases},$$

обязательный, по его мнению, для развития лесной растительности в условиях умеренного климата.

Развитие леса и развитие степи из полупустынного типа представляет две противоположные тенденции: в первом случае развитие идет в сторону создания древесных фитоценозов (Lignosa), во втором же — в сторону создания дерновых фитоценозов (Caespitosa). «Лесной процесс» и «дерновый процесс», по Гроссгейму, исключают друг друга, вопреки Пачоскому, считавшему, что лес развивается из степи. Что же касается полупустыни, то в ней, как в исходном типе сочетаются как примитивные формы дернообразования, так и примитивные формы деревянистых растений (полукустарники).

Став на точку зрения Гроссгейма, нужно признать, что надвигание леса на степь в лесо-степной зоне русской равнины, описанное еще Коржинским, представляет не органически необходимое для степи развитие ее в лес, т. е. не эндодинамическую сукцессию, а сукцессию экзодинамическую, вызванную просто территориальным соседством

леса со степью. Внедрение леса в степь представляет, следовательно, по отношению к степным фитоценозам чисто внешний фактор, совершенно аналогичный упомянутому выше внедрению в лес рододендронников. В этой трактовке надвигания леса на степь Гроссгейм безусловно прав. И вообще схема Гроссгейма более разработана и стоит к действительности ближе, чем схема Пачоского. Однако и она не отражает полностью процессов филоценогенеза и тоже содержит некоторые ошибочные положения. Основная же поправка к обоим схемам должна быть та, что прототипами современных растительных формаций явились скорее всего не другие современные же формации той же страны, а формации, которые в настоящее время частью уже вовсе не существуют, а частью встречаются как угасающие реликты, или же распространены лишь в тех странах, где вообще уцелели более древние типы растительного покрова. Не из современных полупустынь развились современные леса, а из какого-то вымершего типа, быть может в гораздо большей мере совмещавшего черты и древесных и травяных фитоценозов, чем полупустыни и, если бы этот тип растительности существовал и в наше время, мы, очевидно, отнесли бы его не к полупустыням, а к какой-либо совершенно особой категории растительных формаций.

Наблюдавшиеся же Гроссгеймом пространственные переходы: полупустыня — пустынный лес — лес, если и соответствуют также и переходам во времени, то эти переходы не филоценогенетические, а просто сукцессионные, а часто вероятно и исторические. Другими словами, *если даже в данной местности и происходит смена полупустыни лесом, то это вовсе не значит, что лесной тип в процессе филоценогенеза произошел из полупустынного.*

По мере накопления знаний о растительном покрове земного шара создается возможность разработки более сложных схем филоценогенеза и вместе с тем таких, которые стояли бы ближе к сложным отношениям, наблюдаемым в природе.

Надо думать, что предком современных лесов были не фитоценозы полупустыни, а так называемые *гилеи*, т. е. те формации, которые в старых работах чаще назывались тропическими и субтропическими «дождевыми лесами» и лишь впоследствии были четко выделены в особый тип растительности — гилеи (Hylaeion), хотя название «гилея» было употреблено еще Гумбольдтом. Как это выпукло очертил А. П. Ильинский [6], гилеи отличаются от лесов: 1) преобладанием *индивидуальных и видовых* ритмов над сезонными (т. е. в них каждый растительный вид или даже индивид имеет свой ритм развития), 2) *пестротой и мощностью* верхнего древесного полога и участием и в нем лиан, 3) *обилием эпифитов*, в том числе цветковых эпифитов, 4) отсутствием у большинства древесных пород *почечных чешуй*, 5) крайним разнообразием и богатством жизненных форм.

Путем обеднения гилей и приспособления их к резкому чередованию времен года образовались *леса*. Другим чрезвычайно древним типом растительности были *тропические пустыни*, а также *саванны*, всегда занимавшие области, переходные от тропических пустынь к гилеям. Саванны, путем местами полного исчезновения из их состава древесных пород, а также общего обеднения и приспособления к иной сезонной ритмике, могли дать начало *степям* умеренного пояса. В связи с этим и существуют формации, явно переходные от саванн к степям, как, напр., описанные для Средней Азии «*полустепи*» и «*полусаванны*». Уже после образования степей из

саванн могли, в местах контакта степей с пустынями, возникнуть в качестве переходных формаций и полупустыни современного типа. Что касается лугов, то они, по всей вероятности, имеют полифилетическое происхождение: с одной стороны, они могли развиться из травяного покрова лесов в местах их изреживания по тем или другим причинам. С другой стороны, предком лугов явилось субальпийское высокотравие, древний, третичный тип растительности и сейчас еще уцелевший местами, напр. на Кавказе, на Камчатке и т. д. И, наконец, предком горных лугов явились также открытые фитоценозы скал и осыпей. Наблюдающееся образование из них лугов путем сукцессий является тем случаем (далеко необязательным для всех вообще сукцессий), где современная сукцессия отражает и один из путей филоценогенеза.

Высказанные соображения могут быть представлены в виде следующей схемы:

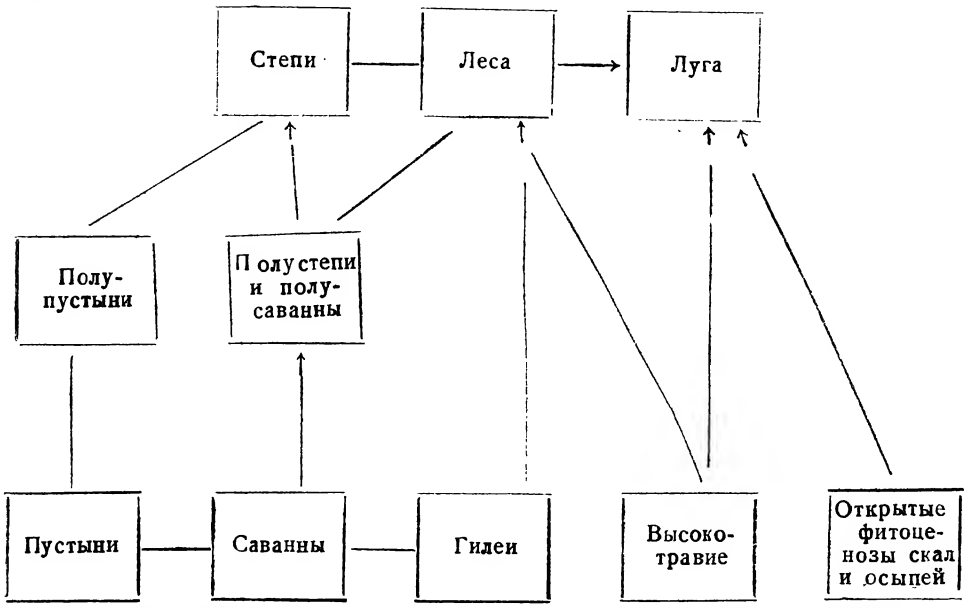


Схема филоценогенеза основных типов растительности. Стрелки показывают направления филоценогенеза, линии же показывают только пространственный контакт и сукцессионные взаимоотношения.

В заключение остановлюсь на двух недавно опубликованных, очень интересных статьях В. Б. Сочава [10, 11], из которых первая полностью, а вторая отчасти посвящена филоценогенезу. Автор различает филоценогенез от неоценогенеза (сукцессий), но проходит мимо существования третьей категории смен, названных нами «историческими сменами фитоценозов», хотя последние имеют, как сказано выше, свою специфику.

Весьма ценным в указанных работах В. Б. Сочава является установление им нового понятия фратрии. Фратрия — это крупная единица растительного покрова, объединяющая классы формаций, которые родственны филоценогенетически, но часто довольно резко различаются физиономически. В одну фратрию, как правило, входят и древесные, и кустарниковые, и травяные классы формаций, филоценогенетически родственные. Фратрии объединяются в типы растительности, которые, однако, понимаются автором не в общепринятом смысле. Вместо лесного, лугового, степного и т. д. типов он, напр., на территории Приамурья и Приморья устанавливает «типы растительности»: неморальный, бореальный и тундровый, каждый из которых подразделяется на

фратрии. В частности, неморальный тип представлен на Дальнем Востоке одной фратрией — маньчжурской, в которую входят следующие классы формаций: 1) маньчжурский смешанный лес, 2) маньчжурские белоберезники, 3) амуро-хоккайдинские темнохвойные леса, 4) маньчжурские дубравы, 5) маньчжурские кустарники, 6) маньчжурские луга, 7) маньчжурские сосняки и 8) маньчжурские травяные ксерофиты. Все перечисленные классы формаций произошли, по мнению автора, от одного корня — «древней маньчжурской праформации». Вполне соглашаясь с автором о целесообразности введения понятия фратрии, я, однако, позволю себе сделать по этому вопросу некоторые замечания. По моему мнению, маньчжурские травяные ксерофиты вряд ли могут быть филоценогенетически родственны маньчжурскому смешанному лесу, темнохвойным лесам, дубравам и т. д. и входить с ними в одну фратрию. Скорее, связь между травяными ксерофитными фитоценозами, с одной стороны, и лесами — с другой, не филоценогенетическая, а только сукцессионная. Если, как это говорит автор, — «маньчжурская фратрия» параллельна «эвксинской фратрии» Колхиды, то образованием, параллельным маньчжурским травяным ксерофитам будут, очевидно, бородачевые степи с *Andropogon ischaemum,* кое-где встречающиеся в виде пятен среди растительности восточной части Колхиды. Но бородачевые степи филоценогенетически вовсе не родственны лесам Колхиды, представляя пришлый элемент, внедрившийся кое-где в растительный покров восточной Колхиды в результате уничтожения лесов человеком. Надо думать, что таково же и отношение маньчжурских травяных ксерофитов к смешанному лесу и многим другим лесным типам Маньчжурии.

Это, однако, не означает, что антропогенные фитоценозы никогда не могут входить в одну фратрию с исконными, первичными фитоценозами какой-либо местности. Но, чтобы быть отнесенными к одной фратрии, фитоценозы должны быть связаны не только сукцессионно, но и флористически. Филоценогенетическое родство фитоценозов не может иметь места без родства флорогенического. Вот почему можно утверждать, что бородачевые степи, составленные частью из степных «понтических» видов, частью из ксерофитов Передней Азии, — не могут иметь филоценогенетического родства с колхидскими лесами. Но совершенно иное отношение может иметь место между лесами и лугами, и автор, безусловно, прав, относя к одной и той же фратрии маньчжурские смешанные леса и маньчжурские луга. Последние, хотя и представляют, вероятно, в значительной мере «антропогенное» явление, тем не менее флористически они родственны травяному покрову лесов, а не представляют элемент целиком пришлый, внедрившийся в фратрию извне.

Второе замечание касается тенденции В. Б. Сочава заменить общепринятые типы растительности такими типами как неморальный, бореальный и т. д. Это единицы другой категории, а именно не столько фитоценологические, сколько ландшафтные, топографические, что, повидимому, признает и сам автор, отмечая что его «типы растительности» характеризуют природные зоны. Существование таких зональных единиц, по моему мнению, нисколько не устраняет необходимости выделять типы растительности в общепринятом смысле, основанные на характерных чертах самих фитоценозов и в первую очередь на их структуре и на особенностях сезонной ритмики.

Ботанический институт Армянской ССР
Ереван

ЛИТЕРАТУРА

[1] Алехин В. В. Дарвинизм и фитоценология. Бюлл. Моск. общ. исп. природы, Отдел биологии, *XLVIII*, 5—6, 1939. — [2] Буш Н. А. К истории растительности Балкарии (в Центральном Кавказе). Труды Бот. музея Акад. Наук СССР, *XXIII*, 1931. — [3] Буш Н. А. и Е. Д. Растительный покров восточной Юго-Осетии и его динамика. М.—Л., 1936. — [4] Буш Н. А. и Е. А. К динамике зарослей кавказского рододендрона. Бот. журнал СССР, *22*, 6, 1937. — [5] Гроссгейм А. А. Введение в геоботаническое обследование зимних пастбищ ССР Азербайджана. Изд. Наркомзема АССР, Баку, 1929. — [6] Ильинский А. П. Высшие таксономические единицы в геоботанике. Сов. ботаника, № 5, 1935. — [7] Комаров Н. Ф. Идея развития и теория подвижного равновесия в современной геоботанике. Сов. ботаника, № 5—6, 1940. — [8] Пачоский И. Стадии развития флоры. 1891. — [9] Ревердатто В. В. Введение в фитоценологию. Часть I (Лекции, читанные в Томском Гос. унив. 1933—1935). Томск, 1935. — [10] Сочава В. Б. Опыт фитоценогенической систематики растительных ассоциаций. Сов. ботаника, № 1, 1944а. — [11] Сочава В. Б. Проблемы геоботаники и географическое познание земли. Изв. Всесоюзн. Геогр. общ., вып. 4, 1944в. — [12] Сукачев В. Н. Идея развития в фитоценологии. Сов. ботаника, № 1—3 1942. — [13] Шенников А. П. Дарвинизм и фитоценология. Сов. ботаника, № 3, 1938. — [14] Энгельс Ф. Анти-Дюринг. Изд. 6-е, Партиздат ЦК ВКП(б), 1936. — [15] Ярошенко П. Д. О сменах растительности в лесной области Закавказья. Изв. Армянского филиала Акад. Наук СССР, № 7, Ереван, 1942. — [16] Clements F. E. The relict method in dynamic ecology. Journal Ecol., *22*, 39—68. 1934.

P. D. Jarochenko

SUR LES SÉRIES DYNAMIQUES DU TAPIS VÉGETAL

(Théorie des successions, des remplacements historiques et de la phylocoenogénèse

Résumé

L'auteur fait l'analyse des notions de successions, de remplacements historiques et de phylocenogénèse.

РЕФЕРАТЫ

В. А. Поварницын, проф., д-р. Кедровые леса СССР. Изд. Сиб. лесотехн. инст. Красноярск, 1944, стр. 220, 43 рис.

Данная работа, по словам автора, является результатом его десятилетних исследований в различных частях Союза (с.-в. Европейской части Союза, Западная Сибирь, Алтай, Восточные Саяны, хр. Хамар-дабан, Забайкалье в басс. Верхней Ангары, Якутия в басс. рек Лены и Алдана, Дальний Восток). Таким образом, автор, кроме литературного материала, который им использован в широкой степени (список литературы насчитывает 442 названия), имел обширный материал своих личных многолетних исследований в различных областях громадного ареала кедровых лесов Союза. Им прослежены кедровники на всем их протяжении с запада на восток. Это обстоятельство позволило автору наметить географически замещающие типы кедровых лесов. Подобного рода монография древесной породы, охватывающая типологию образуемых ею фитоценозов, естественное возобновление, плодоношение, запасы, происхождение и развитие ее (в историческом аспекте), — чрезвычайно нужная и своевременная, в особенности по отношению к такой ценной в хозяйственном отношении породе, как кедр. Правда, автор ошибается, полагая, что его работа является первой работой подобного рода. На самом деле работы такого типа имеются в нашей литературе. Можно указать, например, на работу Б. П. Колесникова: «Чозения [*Chosenia macrolepis* (Turcz.) Kom.] и ее ценозы на Дальнем Востоке» (1932), в которой не менее, если не более полно, чем кедр у В. А. Поварницына, освещается указанная древесная порода; можно было бы также указать на работу В. Н. Васильева: «Каменная береза (*Betula Ermani* Cham. s. l.). Ее экология и ценология», а в одной из последующих работ дана ее систематика. Но, само собой разумеется, это не уменьшает ценности труда В. А. Поварницына. Автор прав, заявляя, что «кедровники имеют большое хозяйственное значение», как сырьевая база для заготовки ореха и древесины, а также продуктов сухой перегонки (терпентин, канифоль, танниды и красящие вещества). Понятно, что этим далеко не исчерпывается народно-хозяйственное значение кедра. Помимо того, изучение кедровых насаждений представляет большой теоретический интерес. Поэтому появление данной монографии необходимо всячески приветствовать. Но мы не можем сразу же не обратить внимание на несоответствие между заголовком книги («Кедровые леса СССР») и ее содержанием. Судя по названию, можно было бы ожидать, что речь будет идти о всех кедровых лесах Союза, тогда как на самом деле автор разбирает лишь сибирский кедр (*Pinus sibirica* Mayr) и его насаждения и совершенно не затрагивает корейского кедра (*Pinus koraiensis* S. et Z.), являющегося одним из основных эдификаторов смешанных третичных лесов Дальнего Востока. Также не охватываются работой и заросли кедрового стланника (*Pinus pumila* Rgl.), представляющего своеобразную карликовую древесную породу, большей частью стланниковой формы.

В первой главе В. А. Поварницын разбирает систематическое положение сибирского кедра, его отношение к европейскому (*Pinus cembra* L.), внутривидовые формы и разновидности, выделенные различными авторами, а также экологию и биологию этой породы. На прилагаемой к книге карте дан ареал сибирского кедра. Кстати, эта карта составлена, повидимому, отчасти на основании данных В. Н. Сукачева (см. «Дендрология с основами лесной геоботаники») и других авторов, однако без ссылок на источники. Последнее обстоятельство мешает критически отнестись к данным автора и затрудняет их дальнейшую проверку. Рассматривая климатическую и орографическую характеристику кедра и констатируя, что главный ареал кедра в Западной Европе связан с областями наибольшего поднятия (Валлис, Энгадин, Татры и др.), автор приходит к выводу, что кедр в Альпийской системе, как и на севере Азии является деревом ярко выраженного континентального климата. Данный вывод требует некоторой оговорки. Известно, что эта порода в Сибири также приурочена, в основном, к горным системам. Но там, где климатические условия становятся неблагоприятными (малое количество осадков, суровость

климата), кедр отсутствует (см. стр. 17). Из данных, приводимых автором, о распространении кедра можно сказать, что эта порода приурочена к условиям влажного и прохладного климата. Это видно также и из конфигурации северной границы распространения кедра, неуклонно по мере движения на восток (следовательно по мере усиления континентальности климата) снижающейся к югу. Если в басс. Оби она заходит за полярный круг, то на восток от Енисея, в басс. верховьев Вилюя, она проходит к югу от 65-й параллели, а в басс. Алдана — южнее 60° с. ш. Очень интересны данные об эдафических условиях существования и характере распределения кедра и его взаимоотношениях с другими породами. Автор подробно прослеживает, как изменяется ценотическое положение этой породы, начиная от роли незначительной примеси в еловых и елово-пихтовых лесах на с.-в. Европейской равнины до положения господствующей породы в горах южной Сибири, снова снижающейся до незначительной примеси в лиственичных лесах Якутии и в северной части ареала. Интересны сведения, сообщаемые автором относительно кедровок, живущих в лесах европейского и сибирского кедра. Европейская кедровка имеет клюв массивный и толстый, приспособленный для расклевывания толстоскорлуповых орешков европейского кедра, тогда как клюв сибирской кедровки относительно тонок и слаб, как и скорлупка сибирского орешка. Известно, что такой же тонкой скорлупой как у сибирского кедра, обладают орешки кедрового стланника (*Pinus pumila* Rgl.), в то время как скорлупа орешков корейского кедра толстая, твердая. Возможно, что соответственно этому различаются между собой клювы различных рас кедровки (*Nucifraga caryocatactes*), живущих в областях распространения этих пород.

Сведения, сообщаемые автором о кедровках, заимствованы из статьи А. Н. Формозова, который, повидимому, сам взял их из обстоятельной работы А. М. Судиловской («О соотношении морфологических признаков *Carvidae* с их географическим распространением». Изв. АН СССР, 1933, Л. — М.), не цитируемой в реферируемой нами книге.

Вопрос о кедровках ставит перед нами вопрос о генетических отношениях между четырьмя видами кедра (*Pinus cembra*, *P. koraiensis*, *P. sibirica* и *P. pumila*), требующий особого исследования. Не исключена возможность, что есть более близкое родство между европейским и корейским кедром, а также между сибирским и кедровым стланником. Впрочем, последний момент не раз подтверждался в литературе.

Бо́льшую часть работы занимают описательные главы, в которых автор за основу классификации кедровников принимает известную схему классификации еловых и сосновых лесов В. Н. Сукачева с введением, как он выражается, климатических, высотных и географических типов. В. Н. Сукачев («Руководство к исследованию типов лесов», 1931) справедливо ставит знак равенства между географическо-фитоценотическими и климатическо-фитоценотическими рядами; так же, без сомнения, следует поступить и с «высотным типом» В. А. Поварницына, так как по существу он также является климатическо-фитоценотическим рядом, как это в другом месте (стр. 32) признает и сам автор, говоря, что «некоторые из ассоциаций имеют очень широкое распространение, поэтому их можно разбить на ряд взаимно замещающих географических (климатических) ассоциаций. Они могут распространяться как в вертикальном, так и в горизонтальном широтном и долготном направлениях». Зачем в таком случае, говорить о 1) климатических, 2) высотных и 3) географических типах, если все они сводятся к одному — климатическому? Следовательно, остается всего два ряда: 1) эдафическо-фитоценотический и 2) климатическо-(географическо-) фитоценотический, которые охватывают все типы насаждений сибирского кедра, выделяемые В. А. Поварницыным. Всю область распространения сибирского кедра он делит на 8 крупных районов: 1) Северо-восток Европейской части СССР и Урал; 2) Западно-сибирская низменность; 3) Средне-сибирское плоскогорье; 4) Алтай; 5) Западные Саяны; 6) Восточные Саяны; 7) Прибайкалье и 8) Яблоновый хребет. Далее, он кедровники каждого из этих районов описывает отдельно, классифицируя, согласно схемам В. Н. Сукачева, но почему-то заменяя весьма удачное и привычное название «зеленомошник» мало говорящим и даже запутывающим термином «мшистый», как будто «долгомошниковые» и «сфагновые» кедровники не являются мшистыми.

Можно было бы отметить еще ряд мелких недостатков, рассеянных по книге (невыдержанность классификаций: в группе лишайниковых кедровников автор выделяет водяниковый, багульниковый и лишайниковый кедровники; мшистые кедровники принимаются то за ассоциацию, то за группу ассоциаций и т. п.) Для каждого типа В. А. Поварницын приводит условия обитания, состав древесных ярусов, возраст, запасы на га, подлесок, травяной и моховой покровы, а также подрост и возобновление. В результате получается полная картина типов насаждения сибирского кедра и распределения их на протяжении ареала последнего. Все многообразие типов кедровых лесов автор сводит к следующим группам: мшистая (Hylocomiosa), долгомошниковая (Polytrichosa), сфагновая (Sphagnosa), широкотравная (Magno-herbosa), сложная (Composita) лишайниковая (Cladinosa) и травяно-болотная

(Uliginoso-herbosa). Наиболее широко распространенными типами являются мшистые (зеленомошниковые) кедровники, занимающие громадную область распространения, начиная от западной и доходя до восточной границы ареала кедра. Долгомошниковая группа типов кедровника представлена на северо-востоке Европейской части СССР, в Западно-сибирской низменности, на Средне-сибирском плоскогорье, в высокогорной части Алтая и в Прибайкалье, отсутствуя в Саянах и на Яблоновом хребте. Сфагновые кедровники распространены на северо-востоке Европейской части СССР, в Западно-сибирской низменности, в высокогорной части Алтая, в Западном Саяне и, частично, в Прибайкалье.

Широкотравные кедровники не имеют широкого распространения; они наиболее хорошо выражены и распространены на Алтае в виде злаково-разнотравных кедровников. Наиболее слабо развита группа сложных кедровников (Composita) с развитым подлеском и разнотравным травяным покровом. Она представлена на Алтае кедровниками с подлеском из спиреи, а на Яблоновом хребте — типами с подлеском из даурского рододендрона. Группа лишайниковых кедровников имеется в высокогорной части Алтая, на Урале, на Среднесибирском плоскогорье и в Саянах. Пойменные кедровые леса (Uliginoso-herbosa) имеют наиболее широкое географическое распространение. Они представлены во всех районах, за исключением Яблонового хребта.

Большой интерес представляет глава XIV, в которой В. А. Поварницын рассматривает вопрос о происхождении и развитии кедровников. Основываясь на сопоставлении различных данных, он пишет, что «в послеледниковое время кедр с Алтайско-Саянских предгорий стал распространяться на запад. С середины сосново-березового времени кедр с пихтой появляются в Западной Сибири. Во время широколиственной фазы кедр получает господство в Западной Сибири и подходит к Уралу, а к концу фазы, или к началу следующей (еловых лесов), он переходит на западный склон Урала. Во время фазы еловых лесов в Западно-сибирской низменности кедровые леса стали преобладающими. Они заняли все пространство от Иртыша до Кузнецкого Ала-тау. В конце этой фазы наблюдается уменьшение кедровников, так как на сцену выступает человек; с Урала кедр спускается на Русскую равнину и достигает своих современных западных границ. Следовательно, наиболее старыми кедровниками являются кедровники предгорий Саяно-Алтайских хребтов, и именно там мы должны встретить наиболее древние ассоциации лесов сибирского кедра; что же касается кедровников Западно-сибирской низменности, а особенно Русской равнины, то они будут наиболее молодыми. Автор же ставит вопрос в совершенно иную плоскость. Наиболее древними, по его мнению, являются мшистые кедровники. Аргументом в пользу этого, по его мнению, служит широкое распространение этого типа кедровников (от западных до восточных границ распространения кедра), а также наличие мшистых групп ассоциаций корейского кедра; можно было бы также отметить весьма широкое распространение зеленомошников с саянской и сибирской елями и обыкновенной сосной. Такое широкое распространение зеленомошников скорее говорит в пользу древности последних, а не покрывающих их верхних синузий. Сходство и полный параллелизм различных типов зеленомошников кедровых лесов с зеленомошниками ельников и сосняков говорит против выводов автора. Синузии зеленых мхов и ряда теневыносливых цветковых растений (*Oxalis acetosella, Neottia nidus avis, Epipogon Gmelini, E. aphyllus, Corallorrhiza trifida, Majanthemum bifolium, Linnaea borealis, Pirola secunda, P. uniflora, Gymnadenia cucullata, Goodyera repens, Calypso bulbosa, Anemone nemorosa, Circaea alpina, Trientalis europaea Galium triflorum* и некоторые др.) сформировались, очевидно, еще в тенистых третичных широколиственных лесах и наличие покрова зеленых мхов в насаждениях корейского кедра и аянской ели является отголоском того древнего периода. Дальневосточные смешанные кедрово-широколиственные леса, повидимому, являются единственными прямыми наследниками этих синузий, правда, в несколько измененном видовом составе. Остальные же древесные породы (сибирский кедр на равнинах, ели, сосна), как и лиственницы получили их от смешанных третичных широколиственных лесов в результате деградации последних. Сфагновые и лишайниковые кедровники автор вполне справедливо считает молодыми типами, сформировавшимися в последние фазы геологической истории. Так же сравнительно молоды кедровники с круглолистной березкой. Спорной является древность кедровников с подлеском из *Rhododendron chrysanthum*. Этот в настоящее время субальпийский вид, вероятно, был таковым и в третичное время, как его ближайший родич *Rh. canadense*. Лишь вследствие усиления континентальности климата в Сибири и поднятия всех растительных поясов сибирский кедр на Саянах перекрыл синузию золотистого рододендрона, так же как он перекрыл заросли бадана (*Bergenia crassifolia*) в горах Алтая. Такое же соотношение существует между зарослями кедрового стланника и пологом сибирского кедра.

Также спорным является вопрос о широкотравных, прирученниковых и прибрежных кедровниках, которые автор считает молодыми. Первые являются кедровниками неморального типа, наиболее соответствующего представлению о третич-

ных широколиственных лесах, правда, обедненного флористического состава. Что же касается второго и третьего типов, то они по самому своему существу не могут не быть крайне изменчивыми, как всякая пойменная группировка, что, однако, не мешает им быть, возможно, весьма древнего происхождения. В. А. Поварницын полагает, что кедровники пережили ледниковое время в предгорьях Саяно-Алтайских гор. С этим нельзя не согласиться. Но в таком случае наиболее благоприятные для них условия могли быть в защищенных долинах рек и ручьев. Поэтому мы полагаем, что из всех группировок сибирского кедра наиболее древни именно широколиственные, приручейниковые и прибрежные. Все же остальные группы ассоциаций — молодые, сформировавшиеся на месте темнохвойной елово-пихтовой тайги или в субъальпийском поясе, захватив при этом, в зависимости от области распространения, различные по составу группировки субальпийской растительности, превратив их в свои подчиненные синузии (синузии *Betula rotundifolia, Rhododendron chrysanthum, Rh. dahuricum, Bergenia crassifolia, Pinus pumila, Alnus fruticosa* и др.

В главе XI автор, давая общую схему типов кедровников, в ряде случае в географически замещающие типы кедровых лесов помещает совершенно разнородные ассоциации. Так, например: 1) кедровые леса с подлеском из спиреи на Алтае он ставит в один ряд с кедровниками из даурского рододендрона на Яблоновом хребте; 2) кедровники с подлеском из круглолистной березы *(Betula rotundifolia)* в Саянах ставит в один ряд с кедровниками с подлеском из рододендрона золотистого (*Rhod. chrysanthum*) или из кустарниковой ольхи (*Alnus fruticosa*), а в Прибайкалье и Забайкалье они, по его мнению, замещаются кедровниками с подлеском из кедрового стланника (*Pinus pumila*). Несомненно это различные группы, из которых каждая имеет особую историю развития.

Наконец, не можем не отметить некоторые промахи автора в приводимом в конце книги обширном (442 названия) списке литературы. Так под № 120 и 121-м цитируется одна и та же работа под именами разных авторов К. П. Кардашов и К. П. Кардашев. Правильна лишь вторая цитация. Под № 159 и 167 цитируется также одна и та же книга В. Л. Комарова «Фл. Маньчжурии». Под № 161 снова идет «Флора Манчжурии» В. Л. Комарова, но с неправильным указанием на несуществующую III часть второго тома, стр. 100. Если руководствоваться страницей, то приходится открыть часть I второго тома, где видим *Pilea pumila* (растение из сем. крапивных), сокращенно *P. pumila*, которую автор, повидимому, по недосмотру принял за *Pinus pumila*.

В приводимом списке есть и другие досадные ошибки: 1) Книга «Русский лес» Ф. Арнольда, как и «Флора Маньчжурии» В. Л. Комарова, приведена два раза (№ 7 и 8); 2) в названии работ Б. Н. Городкова (см. № 63) допущено искажение: вместо р. Соби, написано «Саба»; 3) неточно приведено название книги Ф. Кеппена (№ 147) «Географическое распространение хвойных пород (нужно «дерев») в Европейской России и на Кавказе», помещенной в приложении к тому 50 Записок Академии Наук на 1885 г., чего совсем не указано у автора. Само собой разумеется, мы не имели времени подвергнуть тщательной проверке всю приводимую автором литературу и отметили лишь то, что бросилось в глаза при беглом просмотре списка. Приходится лишь пожалеть, что уважаемый автор не дал себе труда более тщательно проверить приведенную в списке литературу.

За всем этим необходимо отдать полную справедливость автору, положившему не мало труда при всесторонней монографической обработке материалов, касающихся одной из ценнейших лесных пород Советского Союза. В результате его трудов мы имеем полное представление о распространении кедра, о его лесообразующей роли в различных областях обширного ареала, о его экологии, биологии, составе и распространении различных типов его насаждений и, наконец, об истории развития и генетической классификации этих насаждений. Правда, со многими выводами и построениями автора мы не соглашаемся, но не следует забывать, что это первая попытка построения генетической классификации фитоценозов такой важной и широко распространенной древесной породы, как сибирский кедр.

В. Н. Васильев (Ленинград)

ХРОНИКА

Во Всероссийском Ботаническом Обществе

18 и 19 июня 1946 г. в Ленинграде состоялось Чрезвычайное Собрание Всероссийского Ботанического общества.

18 июня на собрании присутствовало 94 члена Общества.

Собрание открыл вице-президент Общества Б. К. Шишкин. Единогласно был избран президиум собрания в составе: Н. А. Максимов, Б. К. Шишкин, И. В. Новопокровский, А. С. Бондарцев, В. П. Савич, А. Я. Вага (Тарту), И. С. Косенко (Краснодар), А. П. Шенников и Л. Е. Родин.

I. В слове, посвященном памяти В. Л. Комарова, Б. К. Шишкин охарактеризовал выдающиеся заслуги покойного президента перед отечественной ботаникой и Всероссийским Ботаническим обществом. Присутствующие почтили память В. Л. Комарова вставанием.

II. Б. К. Шишкин сообщил о деятельности Общества после реэвакуации Ботанического института АН СССР в Ленинград и обратил внимание на те большие задачи, которые стоят перед советскими ботаниками в связи со Сталинским пятилетним планом восстановления народного хозяйства.

III. По поручению правления Общества В. Б. Сочава внес на рассмотрение Чрезвычайного Собрания следующие вопросы: а) о переходе Общества из Министерства просвещения, при котором оно числилось до сих пор, в состав Академии Наук СССР; б) о необходимости пересмотра устава Общества; в) об именовании Общества.

После обмена мнений, в котором участвовали Б. К. Шишкин, А. Н. Криштофович, Н. А. Максимов, В. П. Савич, В. Б. Сочава, было принято следующее решение.

1. Просить Академию Наук СССР числить Общество при Биологическом отделении Академии.

2. В связи с возможным вхождением Общества в состав Академии Наук СССР считать целесообразным такое именование Общества: «Всесоюзное Ботаническое Общество при Академии Наук СССР».

3. Поручить правлению пересмотреть устав Общества и представить его на утверждение АН СССР.

4. В новом уставе предусмотреть все необходимые условия для максимального развития деятельности Общества на местах: путем учреждения отделений общества, организации в местных научных центрах научных всесоюзных конференций, съездов и пр., а также предусмотреть вопросы расширения издательской деятельности Общества.

IV. Б. К. Шишкин предлагает собранию установить численность состава правления (что по действующему уставу полагается делать общему собранию перед перевыборами руководящих органов Общества) и установить день и час выборов.

Постановлено (единогласно) определить следующий состав правления и ревизионной комиссии. Правление состоит из: президента, двух вице-президентов, ученого секретаря и 17 членов правления; ревизионная комиссия состоит из 5 членов; выборы президента и перевыборы правления назначить на 19 июня 1946 г. в 17 часов.

V. По предложению правления размер членских взносов с 1947 г. увеличен до 30 р. в год (принято единогласно).

VI. Действ. чл. Общества П. Н. Овчинников сделал доклад «Степи Средней Азии и их значение при решении вопроса о происхождении степей вообще». Докладчику был задан ряд вопросов. В прениях выступили Е. М. Лавренко, И. В. Новопокровский, А. Н. Криштофович, А. П. Шенников и докладчик.

Следующее Чрезвычайное Собрание Общества состоялось 19 июня 1946 г. Присутствовало 86 членов общества и 17 гостей. Председательствовал Б. К. Шишкин.

I. По вопросу о выборах президента, вице-президентов, ученого секретаря, членов правления и ревизионной Комиссии Общества выступил действ. член О-ва И. В. Новопокровский, который, по поручению группы ботаников, выдвинул кандидатуру в президенты выдающегося советского ботаника, члена-учредителя и активного деятеля Общества — академика В. Н. Сукачева. И. В. Новопокровский охарактеризовал научную и общественную деятельность В. Н. Сукачева.

Действ. член О-ва Е. М. Лавренко выдвинул кандидатуру в вице-президенты Общества чл.-корр. АН СССР Б. К. Шишкина. Действ. член О-ва С. Д. Львов предложил в качестве 2-го вице-президента кандидатуру чл.-корр. АН СССР Н. А. Максимова. Действ. член О-ва Б. К. Шишкин рекомендовал в качестве ученого секретаря кандидатуру проф. В. Б. Сочава.

Действ. член О-ва Л. Е. Родин предложил в качестве кандидатов в члены правления следующих лиц: В. Г. Александрова, А. Я. Вага, Н. А. Генкель, М. М. Ильина, Б. М. Козо-Полянского, Б. П. Колесникова, А. Н. Криштофовича, В. Ф. Купревича, Л. И. Курсанова, Е. М. Лавренко, И. А. Линчевского, С. Д. Львова, Н. А. Наумова, В. П. Савича, Н. Г. Холодного, А. П. Шенникова, Е. И. Штейнберг.

По предложению Б. К. Шишкина была избрана счетная комиссия в составе В. И. Полянского, А. А. Корчагина и И. Х. Блюменталя. В результате тайного голосования избранными оказались:

президентом Общества — В. Н. Сукачев
вице-президентом — Н. А. Максимов
вице-президентом — Б. К. Шишкин
ученым секретарем — В. Б. Сочава

членами правления: В. Т. Александров, А. Я. Вага, Н. А. Генкель, М. М. Ильин, Б. М. Козо-Полянский, Б. И. Колесников, А. Н. Криштофович, В. Ф. Купревич, Л. И. Курсанов, Е. М. Лавренко, И. А. Линчевский, С. Д. Львов, Н. А. Наумов, В. П. Савич, И. Г. Холодный, А. П. Шенников, Е. И. Штейнберг.

II. В состав ревизионной Комиссии по предложению Б. К. Шишкина избраны И. В. Новопокровский, Б. Н. Городков, С. Ю. Липшиц, Б. А. Тихомиров, Ф. Д. Сказкин.

III. Выборы почетных членов Общества:

По предложению правления собрание единогласно провозгласило почетными членами членов-учредителей Общества: Леонида Александровича Иванова, Бориса Лаврентьевича Исаченко, Николая Александровича Наумова, Андрея Александровича Рихтера, Владимира Николаевича Сукачева, Бориса Алексеевича Федченко.

IV. По предложению действ. чл. Е. М. Лавренко было принято следующее постановление о «Ботаническом журнале СССР»:

«Чрезвычайное общее собрание членов Русского Ботанического Общества считает, что современный объем «Ботанического журнала СССР», являющегося органом Общества, а именно 6 выпусков в год при объеме каждого выпуска в 3 печатных листа, ни в коем случае не может обеспечить публикацию научных трудов членов Общества. Кроме того, подобный весьма ограниченный объем Ботанического журнала СССР не соответствует значению советской ботаники в общей системе международной ботанической науки. В связи с этим Чрезвычайное общее собрание членов русского Ботанического Общества считает необходимым возбудить ходатайство об увеличении отдельного выпуска журнала до 10 печатных листов, а также, по возможности, и тиража журнала».

V. В. Б. Сочава напомнил собранию, что первый устав при организации Общества был утвержден 3 марта 1916 года. Собрание членов-учредителей, на котором были избраны первые действительные члены, состоялось 14 мая 1946 г. в Ленинграде, а первое Чрезвычайное собрание, на котором избрано постоянное правление, происходило в Москве 16—19 декабря 1916 г. Правление Общества предлагает отметить 30-летнюю юбилейную дату Общества.

Постановлено: просить президента Общества В. Н. Сукачева и председателя Московского отделения Общества Н. А. Максимова созвать в Москве юбилейное собрание Общества и поручить правлению Общества возбудить перед президиумом Академии Наук СССР ходатайство о разрешении отметить юбилей Общества специальным изданием сборника научного содержания и другими путями.

VI. Действ. член О-ва Н. А. Максимов сделал доклад «Важнейшие проблемы физиологии растения и пути ее развития в СССР».

---

20 июня 1946 г. в Ленинграде под председательством Н. А. Максимова состоялось общее собрание Общества, на котором были поставлены три научных доклада.

Действ. член Общества С. Ю. Липшиц сообщил: «О работе по словарю бо-

таников России и СССР». Председательствующий дал высокую оценку работе, предпринятой С. Ю. Липшицем, и предложил собравшимся приветствовать его.

Действ. член Общества И. И. Туманов сделал доклад «Влияние количества питательных веществ на крупность зерна пшеницы и содержание в нем азота». Докладчику было задано много вопросов. В прениях выступали В. Г. Александров, Н. А. Коновалов, М. Я. Школьник, В. А. Бриллиант, Ч. Д. Сказкин, Е. Р. Гюббенет, В. Ф. Купревич и др.

Действ. член Общества П. А. Генкель доложил «О физиологической природе периода покоя». В оживленных прениях участвовали В. Г. Александров, Н. Л. Коссович, В. С. Мошков, В. А. Бриллиант и В. Ф. Купревич.

---

21 июня 1946 г. в 19 ч. состоялось заседание комиссии по истории отечественной ботаники при Всероссийском Ботаническом Обществе под председательством В. Б. Сочава.

Действ. член Общества В. Л. Некрасова сделала доклад «Н. Н. Раевский как первый русский интродуктор Черноморского побережья Кавказа». В прениях выступали С. Ю. Липшиц, В. Б. Сочава, В. П. Савич, Е. И. Штейнберг.

Е. И. Штейнберг внесла предложение об издании отдельных сборников по вопросам истории ботаники. Собранием предложение принято.

Вторым вопросом на повестке дня стояло обсуждение доклада С. Ю. Липшица «О работе по словарю ботаников России и СССР». В обмене мнениями приняли участие В. Б. Сочава, С. Ю. Липшиц, С. Б. Юзепчук, В. Л. Некрасова, Л. В. Лебедев, В. П. Савич, Е. М. Лавренко, И. В. Новопокровский и Е. И. Штейнберг. Собрание, между прочим, вынесло решение просить правление Общества и дирекцию Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР принять меры к пополнению и приведению в порядок иконотеки отечественных ботаников, существующей при библиотеке Ботанического института. Было высказано пожелание обратиться ко всем членам Ботанического Общества с просьбой прислать свои фотографии, а также имеющиеся у них фотографии других как ныне здравствующих, так и умерших ботаников.

---

6 июля с. г. состоялось заседание вновь избранного правления Всероссийского Ботанического общества. Председательствовал В. Н. Сукачев. Присутствовали Б. К. Шишкин, А. Н. Криштофович, В. Ф. Купревич, Е. М. Лавренко, С. Д. Львов, И. А. Линчевский, И. В. Новопокровский, В. П. Савич, А. П. Шенников, Е. И. Штейнберг, В. Б. Сочава. Правление рассмотрело и решило ряд вопросов.

I. О переходе Общества в систему Академии Наук СССР.

Б. К. Шишкин сообщил о решении Отделения биологических наук поддержать ходатайство Общества о включении его в систему Академии. В настоящее время вопрос этот находится на утверждении президиума АН СССР.

Постановлено — принять к сведению и подготовить для утверждения биологическим отделением и президиумом АН СССР новый устав Общества; разработку нового устава поручить комиссии в составе: Б. К. Шишкин (председатель), В. П. Савич, В. Ф. Купревич и И. А. Линчевский.

II. О плане работы Общества на 1947 г. В. Б. Сочава доложил проект основных положений плана Общества на 1947 г, обратив особое внимание на необходимость способствовать учреждению отделений на местах и подготовке совещаний по различным дискуссионным и наиболее актуальным вопросам ботаники. В частности, докладчик предложил приступить к подготовке сборников по дискуссионным и актуальным вопросам: геоботаники, систематики и морфологии растений и физиологии растений, подлежащих обсуждению на всесоюзных совещаниях, которые предположено созывать в Ленинграде, Москве и других городах, где находятся отделения Общества.

Постановлено: а) просить председателей отделений Московского (Н. А. Максимова) и Саратовского (А. Д. Фурсаева) представить правлению план работы отделений на 1947 г.

б) Поручить председателям комиссий: микологической (Н. А. Наумов), стационарной (А. П. Шенников), истории ботаники в России (А. Н. Криштофович) и ботанических садов (Б. К. Шишкин) представить план работы их комиссий на 1947 г.

в) Приступить к переговорам с местными ботаниками об организации отделений в различных районах страны.

г) Поручить члену правления И. А. Линчевскому осуществлять необходимые мероприятия по содействию работе отделений и вести с ними всю текущую переписку.

д) Считать целесообразным подготовку сборников по дискуссионным и актуаль-

ным вопросам основных разделов ботаники. Руководство этой работой и составление плана совещаний возложить: по геоботаническим вопросам — на В. Н. Сукачева, с помощью В. Б. Сочава, Е. М. Лавренко и А. П. Шенникова; по систематике и морфологии растений — на Б. К. Шишкина с помощью И. В. Новопокровского и В. П. Савича; по физиологии растений на Н. А. Максимова с помощью С. Д. Львова.

е) Согласиться с предложением В. Б. Сочава о подготовке сборника «Очерки по истории ботаники в России в первой половине XIX столетия». Разработку тематики этого сборника поручить А. Н. Криштофовичу.

III. О работе журнала Общества. Е. М. Лавренко доложил о ходе издания журнала в 1946 г., сообщил о содержании выпусков, сданных в набор и подготовленных к печати, и о других мероприятиях редакции.

Постановлено: одобрить работу редакции и журнала и предложить Е. М. Лавренко согласовать содержание выпусков журнала с главной редакцией, установленной правлением на заседании 17 мая с. г. В состав главной редакции ввести дополнительно В. П. Савича. Возбудить ходатайство перед президентом Академии Наук академиком С. И. Вавиловым о предоставлении Обществу 100 экз. каждого № журнала для обмена с иностранными Обществами.

IV. Об экспедиционной работе Общества. Б. К. Шишкин ставит вопрос о целесообразности возобновить экспедиционную деятельность Общества по обследованию флоры и растительности отдельных районов СССР.

Постановлено: просить АН СССР ассигновать средства на экспедиции Общества. Организацию экспедиций осуществлять путем помощи иногородним ботаникам при проведении работы по изучению местной флоры и растительности.

V. О юбилейном собрании Общества. Ученый секретарь напомнил о состоявшихся по этому поводу решениях правления и чрезвычайного собрания Общества.

В. Н. Сукачев изъявил согласие взять на себя, совместно с Н. А. Максимовым, подготовку к созыву в Москве юбилейного собрания Общества.

VI. О казначее Общества. Решено просить Е. И. Штейнберг исполнять обязанности казначея.

Ученый секретарь
Всероссийского Ботанического Общества *В. Б. Сочава*

Подписано к печати 20/XII 1946 г. Печ. листов 3.
Уч.-изд. л. 5. М-06870. Тираж 2 500. Зак. 3927.

4-я типография им. Евг. Соколовой треста «Полиграфкнига» ОГИЗа при Совете Министров СССР. Ленинград, Измайловский пр., 29.

ОПЕЧАТКИ

Стр.	*Строка*	*Напечатано*	*Должно быть*
14	2 снизу	Деммерманн	Леммерманн
14	7 „	скруженными	окруженные
23	3 „	in as much as	in so much
46	28 сверху	В. Т. Александров	В. Г. Александров
47	7 сверху	Ч. Д. Сказкин	Ф. Д. Сказкин

Заказ 3927. Ботан. журн. СССР, № 5, 1946 г.

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР, ТОМ 31 (1946) № 5

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

1. ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

Л. А. Иванови Н. Л. Коссович. Полевой метод определения фотосинтеза в ассимиляционной колбе (с 2 рис.) 3
Н. Н. Воронихин. Опыт классификации внутривидовых вариантов *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb. в водоемах Валдайского и Демянского районов Ленинградской области (с 1 табл. рисунков) 13
Т. А. Работнов. Опыт определения возраста у травянистых растений 24
П. Д. Ярошенко. О сменах растительного покрова (к теории сукцессий, исторических смен и филоценогенеза) 29

II. РЕФЕРАТЫ 41

III. ХРОНИКА 45

JOURNAL BOTANIQUE DE L' URSS TOME 31 (1946) № 5

SOMMAIRE

Page

1. ARTICLES ORIGINAUX

L. A. Ivanov and N. L. Kossovitsch. Field Method of Determination of Photosynthesis in Assimilation Flask (with 2 fig.) 11
N. N. Woronichin. An Attempt to Classify the Intraspecifical Variants of *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb. in Basins of the Valday and Demiansk Region (with 1 tab.) 22
T. A. Rabotnov. Un essai sur la détermination de l'âge des plantes herbacées 28
P. D. Jarochenko. Sur les séries dynamiques du tapis végetal (Théorie des successions, des remplacements historiques et de la phylocoenogénèse) 40

II. NOTES BIBLIOGRAPHIQUES 41

III. CHRONIQUE 45

Цена 4 р. 50 к.

ОТКРЫТА ПОДПИСКА НА ЖУРНАЛЫ АКАДЕМИИ НАУК СССР на 1947 г.

№№ п/п	Наименование журнала	Число номеров в год	Подписная цена на год
1	Автоматика и телемеханика	6	45 руб.
2	Астрономический журнал	6	36 „
3	Биохимия	6	36 „
4	Ботанический журнал	6	27 „
5	Вестник АН СССР	12	96 „
6	„ древней истории	4	120 „
7	Доклады АН СССР	36	216 „
8	Журнал аналитической химии	6	36 „
9	„ физической химии	12	144 „
10	Журнал экспериментальной и теоретической физики	12	108 „
11	Журнал общей биологии	6	45 „
12	„ „ химии	12	108 „
13	„ прикладной химии	12	126 „
14	„ технической физики	12	144 „
15	Зоологический журнал	6	54 „
16	Записки Всероссийского Минералогического общества	4	30 „
17	Известия АН — отделение истории и философии	6	54 „
18	„ „ „ литературы и языка	6	54 „
19	„ „ „ технических наук	12	180 „
20	„ „ „ химических наук	6	63 „
21	„ „ „ экономики и права	6	45 „
22	„ „ серия биологическая	6	72 „
23	„ „ „ географическая и геофизическая	6	54 „
24	„ „ „ геологическая	6	90 „
25	„ „ „ математическая	6	54 „
26	„ „ „ физическая	6	72 „
27	Известия Всесоюзного Географического общества	6	63 „
28	Коллоидный журнал	6	45 „
29	Математический сборник	6	90 „
30	Мерзлотоведение	2	15 „
31	Микробиология	6	54 „
32	Наука и жизнь	12	36 „
33	Почвоведение	12	72 „
34	Прикладная математика и механика	6	63 „
35	Природа	12	72 „
36	Советское государство и право	12	108 „
37	Советская этнография	4	90 „
38	„ ботаника	6	36 „
39	Успехи современной биологии	6	60 „
40	„ „ химии	6	48 „
41	Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова	6	72 „

Подписка принимается: конторой „Академкнига", Москва, Пушкинская 23; книжным магазином „Академкнига", Москва, ул. Горького, 6.

Отделениями конторы: Ленинград, Литейный, 53-а; Свердловск, ул. Малышева, 58; Ташкент, ул. К. Маркса, 29, и отделениями „Союзпечати".